

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 84

5

МАЙ



Санкт-Петербург
„НАУКА”

1999

УДК 576.851.12:582.232

© А. В. Пиневиц

ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЦИАНЕЙ И ДРУГИХ ПРОКАРИОТНЫХ ОКСИФОТОБИОНТОВ

A. V. PINEVICH. PROBLEMS OF THE CLASSIFICATION OF CYANEA
AND OTHER PROKARYOTIC OXYPHOTOBIONTS

Прокариотные оксифотобионты, главными представителями которых являются цианеи, принадлежат к числу наиболее изученных микроорганизмов, однако это парадоксально сочетается с неопределенностью их таксономического положения. До настоящего времени они рассматриваются в 2 классификационных системах: в одной — как *Cyanophyta*, в другой — как цианобактерии. Вместе с тем все более очевидно, что прокариотные оксифотобионты как объекты с бактериальной генеалогией и бактериальным морфотипом должны классифицироваться отдельно от объектов ботаники. Со своей стороны, бактериологическая классификация прокариотных оксифотобионтов несовершенна, так как опирается на непоследовательную систему критериев и не подчиняется правилам Бактериологического кодекса: 1) дифференцируемые на основе морфологических отличий порядки цианобактерий в целом обособлены от *Prochlorales*, 2) название отдела *Oxurphotobacteria* нелегитимно, 3) видовой разграничительный уровень не заполнен. Как ботаническая, так и бактериологическая классификации неадекватно отражают биоразнообразие прокариотных оксифотобионтов, в частности ими не учитываются формы с неканоническим пигментным составом. Аргументируется необходимость бактериологической классификации прокариотных оксифотобионтов, имеющей в своей основе ботаническую систему морфологических критериев. В связи с необходимостью легитимизации отдела *Oxurphotobacteria* обсуждаются признаки типового рода *Oxurphotobacterium*. Для цианобактерий, лишенных видовых эпитетов, предлагается использовать тавтологические формы родовых названий, приоритетных для *Cyanophyta*.

Ключевые слова: прокариоты, синезеленые водоросли, цианобактерии, таксономия, филогения.

Способность к оксигенному фотосинтезу является признаком, который объединяет оксифотобионтов различного происхождения и различного строения — от одноклеточных прокариотов до сосудистых *Metaphyta*. Сведения о биоразнообразии прокариотных оксифотобионтов еще недавно ограничивались цианеями и прохлорофитами (Matthijs et al., 1994). В настоящее время можно говорить о существовании разнообразных криптических (в основном труднокультивируемых и некультивируемых) прокариотных объектов с иной, чем у цианей и прохлорофитов, организацией фотосинтетического аппарата (Pinevich et al., 1997b).

Таксономический статус прокариотных оксифотобионтов служит предметом дискуссии, сфокусированной на цианеях (Friedmann, Borowitzka, 1982). Как известно, основу диагноза цианей составляет триада признаков: прокариотный морфотип, оксигенный фотосинтез и фикобилипротеиновый светособирающий антенный комплекс (непрерывному и обычно преобладающему компоненту которого, фикоцианину, цианеи обязаны своей характерной окраской, а также своим тривиальным названием: греч. *kianeos* — синий). Специфика положения цианей среди биологических объектов заключается в том, что их одновременно рассматривают с позиций 2 дисциплин: ботаники (как *Cyanophyta*) и бактериологии (как цианобактерии). Попытки определить организационный и таксономический статус цианей предпринимались еще во второй половине XIX в. (Cohn, 1875). Сделанные при этом выводы были использованы при создании современной клеточной теории, краеугольным камнем которой служит концепция двух фундаментальных морфотипов — про- и эукариотного (Stanier, 1980).

Проблематичность таксономического статуса цианей во многом объясняется изменением представлений об их (суб)клеточной организации. Открытие организмов

с ранее неизвестными свойствами или получение принципиально новой информации о традиционных объектах часто ставит вопрос об их обособленном таксономическом положении, что в свою очередь связано с ревизией макросистемы. Так, с помощью универсального критерия филогенетических отношений, гомологии первичной структуры рРНК, была доказана искусственность дихотомии Prokaryota/Eukaryota и одновременно с этим обоснована тритомия глобального древа с доменами Bacteria, Archaea и Eucarya (Wheelis et al., 1992; Olsen, Woese, 1993; Olsen et al., 1994). Реорганизация внутренней структуры домена иллюстрируется примером порядков галофильных, метаногенных и серазависимых термоацидофильных архей, которые сравнительно недавно получили ранг отделов Euryarchaeota и Crenarchaeota (Burggraf et al., 1997). Коррекция положения отдельной группы внутри царства Animalia известна по хрестоматийному примеру погонофоров, таксономический ранг которых был повышен от класса до типа. Ревизия систематики всегда сопровождается прогресс биологических знаний, что иллюстрируется примерами, особенно многочисленными для мелких таксонов. В связи со специфической ролью систематики как инструмента продуктивных биологических дисциплин изменение таксономического статуса относится к числу задач, имеющих как концептуальное, так и формальное решение, хотя в итоге фенотипическая классификация не всегда соответствует эволюционному древу, реконструированному путем сравнительного анализа генных последовательностей (Wheelis et al., 1992).

Аргументы против того, чтобы рассматривать цианей как водорослей, первоначально выдвигались с позиций бактериологий (Stanier, 1980). Однако позднее дискуссия о термине «цианобактерии» приобрела междисциплинарный характер, а новые представления о макросистеме, опирающиеся на данные молекулярной палеонтологии (Wheelis et al., 1992; Olson, Woese, 1993), вступили в противоречие с традицией изучения цианей в русле ботаники. Практикуемый в последнее время компромиссный статус *Cyanophyta*/цианобактерий, или таксономический дуализм обширной группы объектов (Friedmann, Borowitzka, 1982), отражает несовершенство систематики, оказавшейся перед дилеммой Международного кодекса ботанической номенклатуры (ICBN) и Международного кодекса номенклатуры бактерий (ICNB). С аналогичной проблемой в настоящее время сталкивается систематика некоторых крупных групп протистов, одновременно подчиняющихся ICBN и Международному кодексу зоологической номенклатуры (ICZN).

Независимо от того, как будет решена эта проблема, альгология и бактериология испытывают свои собственные затруднения в области таксономии цианей. Так, несмотря на различные критерии идентификации и классификации объектов, в обоих случаях главной проблемой является проблема вида. В систему *Cyanophyta* включено чрезмерно большое количество видов, диагнозы которых основаны на морфологических критериях и эпизодически привлекаемых ультраструктурных, физиолого-биохимических и молекулярно-биологических признаках. В отличие от этого цианобактерии редко диагностируются до вида, поскольку не определено таксономическое значение деталей морфологии (особенно тех из них, которые наблюдаются в природных условиях и не сохраняются при лабораторном культивировании). Сравнительно недавно были обнаружены фототрофные прокариоты, морфологически сходные с цианеями, но обладающие неканоническим пигментным составом (в отсутствие фикоцианина имеется хлорофилл *b*; одновременно содержатся фикоцианин и хлорофилл *b*; в мозаичных сочетаниях представлены фикоцианин, хлорофиллы *a*, *b*, *c* и *d*, давинил-хлорофиллы *a*, *b*) (Larkum et al., 1994; Hess et al., 1996; Partensky et al., 1997). Все эти объекты не вписываются в рамки существующих классификаций, и для определения их систематического положения необходимо пересмотреть основные принципы таксономии цианей и близких к ним организмов.

Настоящая работа посвящена общим проблемам классификации *Cyanophyta*/цианобактерий. Непосредственная задача состояла в том, чтобы, исходя из современных представлений о биоразнообразии и филогении прокариотных оксифотобионтов, сформулировать основы систематики, соответствующей правилам ICNB.

В представлениях ботаников водоросли (лат. *alga* — морская трава) как широкое эколого-физиологическое понятие и *Algae* как дискуссионный макросистемный таксон избирательно ассоциируются с одноклеточными *Plantae* и не-сосудистыми *Metaphyta*. Унифицированным признаком этих организмов с конца XVIII в. считается специфический тип фотосинтеза, неразрывно связанный с хлорофиллом *a* и способностью к светозависимому образованию двухатомного кислорода (Silva, 1962).

Использование понятия *Algae* как таксона в ранге порядка, класса или отдела широко практиковалось в XVIII—XIX вв., однако в начале XX в. в результате дискуссии по вопросам филогении и классификации растений ботаники в целом отошли от представления о водорослях как таксоне, предпочитая классифицировать их в пределах царства *Plantae* как ряд независимых классов или отделов (см., например: Полянский, 1959).

Действительно, к водорослям по негативному анатомическому признаку, как не-сосудистые, относят весьма гетерогенный ансамбль одно- и многоклеточных организмов, которые в современных макросистемах эукариотов рассматриваются как представители разных фил, например царства *Plantae* и одного из царств протистов — *Chromista* (см.: Corliss, 1994). Наряду с эукариотами к водорослям причисляют и отдельных представителей прокариотов, т. е. на основе подчиненного признака объединяются организмы, дифференцируемые по наивысшему таксономическому критерию — типу клеточного строения. При рассмотрении *Algae* как таксономической группы с точки зрения филогенетического родства в настоящее время не подлежит сомнению, что она искусственно составлена из представителей двух независимых стволов эволюции клеточных организмов — *Eucarya* и *Bacteria* (см.: Olsen, Woese, 1993).

Примечательно, что пурпурные бактерии, аноксигенные фотосинтезирующие прокариоты, которые содержат бактериохлорофилл *a(b)* и приурочены к анаэробным экосистемам, никогда не рассматривались как водоросли и не были относимы к *Algae*. Это объясняется тем, что в отличие от лишенных жгутиков цианей их с самого начала считали бактериями. Пурпурные воспринимались как бактерии и с экологической точки зрения: они образуют диффузные популяции и почти не встречаются в виде массовых скоплений, т. е. не «растут» в воде. Наконец, метаболизм пурпурных не ассоциировался с фотосинтезом и даже интерпретировался как квази-фотосинтез до начала 1930-х гг., когда van Niel впервые сформулировал унифицированную концепцию фотосинтеза (см.: Gest, 1993).

Ботаническая классификация цианей в макросистеме рассматривает их как отдел (реже — подцарство) *Cyanophyta* прокариотных водорослей, входящий в (над)царство *Prokaryota* (см., например: Тахтаджян, 1973; Кондратьева, 1981).

Хотя систематика водорослей основана на представлении о лидирующей роли морфологических признаков, диагноз отделов (или классов) опирается на биохимические маркеры — тип вспомогательного фотосинтетического пигмента и главного резервного продукта. В случае *Cyanophyta* важнейшим диагностическим признаком являются фикобилипротеины. Если исключить из рассмотрения пигментных мутантов (Bhalergao et al., 1995), то обязательно наличие фикоцианина. Когда его относительное содержание велико, клеточные массы приобретают синезеленую и даже синюю (*Spirulina platensis*) окраску. Редкие представители *Cyanophyta* помимо фикоцианина содержат фикоэритрин; при его высоком содержании скопления клеток имеют окраску от коричневой до пурпурной (например, *Oscillatoria rubescens*). Главным резервным продуктом является фитогликоген, что, однако, несущественно для групповой диагностики *Cyanophyta*. Следует отметить, что фикобилипротеины служат дискриминирующим признаком и для некоторых эукариотных водорослей. Так, синезеленые *Glaucocystophyta* накапливают фикоцианин, в то время как красный цвет *Rhodophyta* и *Cryptophyta* объясняется высоким относительным содержанием одновременно фикоэритрина и каротиноидов.

Со времени опубликования трудов классиков альгологии (C. W. von Nägeli, L. Rabenhorst, G.-A. Thuret, E. Bornet, Ch. Flahault, M. Gomont, L. Geitler и др.) система *Cyanophyta* претерпела существенные изменения, однако в ней неизменно сохраняется принцип подразделения на одноклеточные и filamentозные, или трихотомные, формы. Детализированная классификация, разработанная Geitler (1932) и А. А. Еленкиным (1936), была уточнена и дополнена в трудах их последователей (см.: Desikachary, 1973; Anagnostidis, Komárek, 1985; Кондратьева, 1997). Появление новых методов ультраструктурного и биохимического анализа способствовало внедрению нетрадиционных критериев в систематику *Cyanophyta*. Однако, несмотря на изменения, введенные в классические диагнозы, гайтлеровская классификация по-прежнему не имеет альтернативы и с ее помощью проводится надежная идентификация большинства родов цианей.

Использование морфологических критериев в систематике дает различный эффект в случае эукариотных водорослей и в случае *Cyanophyta*, которые характеризуются более узким спектром (ультра)структурных признаков. Поскольку корпус представителей *Cyanophyta* сформировался задолго до начала эры электронной микроскопии, ограниченные возможности описания биоразнообразия на световом микроскопическом уровне компенсировались вниманием к морфологическим вариациям клеток, трихомов и их агрегатов. В связи с необходимостью упорядочить флористические наблюдения эти вариации стали использоваться как признаки многочисленных мелких таксонов. Закономерной реакцией на гипертрофию гайтлеровской системы стала «портативная» классификация F. Drouet (1981), ограничивающаяся относительно небольшим числом таксонов со стабильными дискретными признаками. При этом роды и виды, описанные с учетом сильно варьирующих признаков, рассматриваются как не имеющие самостоятельного таксономического статуса адаптационные варианты («экофены»). Хотя радикализм Drouet отвечает задачам экспресс-диагностики, он не согласуется с существованием генетических hiatusов между экофенами (Komárek, 1996), и в настоящее время эта система отвергается большинством альгологов.

Ограниченная диагностическая ценность морфологии и морфометрии повышает значение нетрадиционных критериев для систематики *Cyanophyta*. По мере совершенствования методов электронной микроскопии они все чаще используются для таксономического анализа природных образцов и коллекционного материала, выращенного в лабораторных условиях. Из ультраструктурных деталей особое значение придается наличию и пространственной организации цитоплазматических мембранных структур. Этот маркер высококонсервативен в генетическом отношении и устойчив к влиянию факторов внешней среды. В первую очередь он учитывается в случае *Chroococcales*. Так, отсутствие внутриклеточных мембран — родовой признак *Gloeobacter*; единственный вид *G. violaceus* легитимно описан в соответствии с правилами ICNB (Rippka et al., 1974). Значение, которое имеет морфология ламеллярной системы для диагностики на уровне рода, иллюстрируется примером *Synechocystis*: в отличие от *Synechococcus* тилакоиды имеют не строго концентрическое расположение, а радируют от «тилакоидных центров» (Nierzwiczki-Bauer et al., 1983).

В результате сравнительного цитоморфологического анализа 56 штаммов, принадлежащих к 16 осцилляториевым родам (Komárek, Čáslavská, 1991), было установлено, что локализация и взаимное расположение тилакоидов, а также их ориентация по отношению к цитоплазматической мембране могут быть использованы как критерий принадлежности к *Pseudanabaenaceae* (периферический, концентрический тип), *Phormidiaceae* (периферический, продольно-радиальный тип) и *Oscillatoriaceae* (квазиравномерный, локально-концентрический тип). По указанному признаку некоторые *Pseudanabaena* с трихомами, состоящими из небольшого числа клеток («бrevитрихома», см.: Pinevich et al., 1997a), можно отличить от внешне сходных с ними *Komvophoron* (Turon et al., 1991). Согласно электронно-микроскопическим данным, для *Nostocales* и *Stigonematales* типично образование агрегатов тилакоидов, равно-

мерно размещенных в цитоплазме (Komárek, Anagnostidis, 1989; Anagnostidis, Komárek, 1990).

Помимо цитоплазматических мембранных структур в качестве таксономических маркеров могут использоваться функциональные включения — микрофиламенты, кристаллоиды, цилиндры- и сферосомы и т. д. С учетом их присутствия строятся кладограммы, отражающие ассоциативные связи на уровне семейств и родов; предполагается, что этот ультраструктурный критерий можно использовать при идентификации видов (Jensen, 1984). Однако из-за сомнения в аутентичности многие включения нельзя считать надежными таксономическими маркерами.

Очевидно преимущество комплексного, или «полифазного», подхода в систематике *Cyanophyta* (Wilmotte, Golubić, 1991). Наряду с морфологическими и ультраструктурными принимаются во внимание хемотаксономические признаки — молярный процент ГЦ-пар, размер генома, кинетика ренатурации гибридов ДНК, гомология нуклеотидных последовательностей рРНК, наличие индивидуальных ферментов, изоферментный спектр, полипептидный, липидный и пигментный составы и т. д. (Holton, 1981). Сходство и различие молекулярно-биохимических признаков во многих случаях коррелирует с оценкой родства по морфологическим критериям, например, это отмечено у штаммов *Anabaena* (Stulp, Stam, 1984). Напротив, у одноклеточных форм (прежде всего *Synechococcus*) такая корреляция обычно не наблюдается (Rippka, Cohen-Bazire, 1983). Биохимические признаки также не обладают универсальной ценностью для таксономии *Cyanophyta*. Например, по числу двойных связей в молекулах жирных кислот одноклеточные и нитчатые штаммы образуют 4 изолированных химерные группы (Cohen et al., 1995). При использовании комплексного подхода существенное значение приобретают нумерические методы. В. Whitton (1969) и J. Komárek (1973) первыми пришли к выводу о том, что нумерическая таксономия, в том числе основанная на компьютерных программах, может способствовать упорядочению системы родов и видов цианей. Применение нумерических методов позволило не только обеспечить диагностику *Nostoc* и *Anabaena* на уровне родов, но и создать ключ для идентификации отдельных видов (McGuire, 1984). Одновременно с этим был предложен дескриптивный код для 80 штаммов, позволяющий осуществлять классификацию независимо от конкретного состояния биномиальной системы (Griffith, 1984).

Комплексный подход был последовательно реализован в цикле работ, посвященных классификации *Chroococcales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales* и *Stigonematales* (Anagnostidis, Komárek, 1985, 1988, 1990; Komárek, Anagnostidis, 1986). При объединении в кластеры пикопланктонных штаммов *Chroococcales*, характеризующихся высокой генетической и цитоморфологической гетерогенностью, была сохранена морфологическая основа видовой идентификации (Komárek, 1996). На примере одноклеточных форм видно, что учет морфологических, ультраструктурных и эколого-физиологических критериев совместно с данными биохимии и молекулярной биологии позволяет избежать редуцированной классификации *sensu* Drouet.

Широкое использование в систематике *Cyanophyta* признаков, регистрируемых на субклеточном и молекулярном уровнях, стало возможным только при наличии альгологически чистых и аксенических культур. При этом основу родовой классификации по-прежнему составляет морфология, в то время как синтез традиционных (ботанических) и более новых (молекулярных) подходов применительно к гербарным материалам, природным образцам и лабораторным культурам обеспечивает диагностику на уровне видов (Hoffmann, 1988).

Комплексный подход позволяет сравнивать фенотипы по максимально доступному числу признаков, что в информационном отношении приближается к сопоставлению геномов и способствует реконструкции естественных связей между анализируемыми объектами (см.: Palleroni, 1997). Однако этим не обеспечивается решение собственно таксономических проблем, поскольку учитываются только морфологические признаки, тогда как остальные неэффективно используются в целях систематики.

Проблема критериев вида — не единственная, с которой сталкивается ботаническая классификация цианей. Новые данные о биоразнообразии прокариотных оксифотобионтов требуют существенных изменений на макротаксономическом уровне. Первым вызовом классическому диагнозу *Cyanophyta* явилось открытие прохлорофитов, которые обитают свободно в широком диапазоне эколого-географических условий, а также в эктосимбиозе с колониальными асцидиями в тропической зоне Тихого океана. В отличие от *Cyanophyta* у них нет фикобилипротеинов, однако, как у *Chlorophyta* и *Euglenophyta*, имеется хлорофилл *b*. Беспрецедентное сочетание двух кардинальных признаков — прокариотного клеточного строения и хлорофилла *b* — было положено в основу диагноза нового отдела *Prochlorophyta* (Lewin, 1976). Интересно, что бактериологи вначале также считали, что прохлорофиты представляют собой таксономическую группу высокого ранга. Действительно, альтернативы фикобилипротеины — хлорофилл *b* и фикобилисома — хлорофилл *a/b* белковый комплекс, соответственно констатирующие тип вспомогательного фотосинтетического пигмента и тип светособирающей антенны, позволяли рассматривать *Cyanobacteriales* и *Prochlorales* как соподчиненные порядки отдела *Oxypotobacteria* (Gibbons, Murray, 1978; Пиневи́ч, Чунаев, 1985; Florenzano et al., 1986). Наряду с этим было высказано мнение о том, что особенности пигментного состава имеют второстепенное значение при определении таксономического положения прохлорофитов и что последних не следует рассматривать отдельно от *Cyanophyta*. Очевидно, что такая позиция не согласуется с традиционными представлениями о ведущей роли пигментного критерия в систематике водорослей (Antia, 1977). Позднее, когда у прокариотных оксифотобионтов были обнаружены разнообразные типы и сочетания вспомогательных пигментов, стало ясно, что пигментный критерий действительно является второстепенным и что его дальнейшее использование может привести к нереалистичному, шаблонному описанию серии таксонов, каждый из которых по отдельности эквивалентен *Prochlorophyta* (Pinevich et al., 1997b). Однако в настоящее время со стороны альгологов не выдвигаются таксономические предложения, которые повторяли бы логику диагноза *Prochlorophyta*; в соответствии с представлениями бактериологии прокариотных оксифотобионтов, обладающих неканоническим пигментным составом, объединяют с цианобактериями и им присваиваются «бактериальные» названия. Для детализации таксономического положения этих организмов требуется существенная ревизия систематики *Oxypotobacteria*.

Таким образом, дискуссионные аспекты *Cyanophyta* не ограничиваются уровнем мелких таксонов и, в частности, не сводятся к проблеме идентификации видов. Более общая, междисциплинарная проблема связана с изменением отношения к цианеям как объекту ботаники; все более очевидна необходимость их подчинения ICNB (Turner, 1997).

Цианеи как цианобактерии

Критический анализ и объективная интерпретация фактического материала показывают, что цианеи по фенотипу относятся к бактериям и гомологичны им по первичной структуре рРНК. По общему плану и деталям клеточного строения цианеи относятся к грам-отрицательному морфотипу с конститутивным способом экспрессии цитоплазматических мембранных структур. По типу метаболизма цианеи — фотоли-тоавтотрофы с оксигенным (в редких случаях факультативно анаксигенным) фотосинтезом; они проявляют способность к фото- и хемогетеротрофии, и среди них широко распространена диазотрофия. Хромосомными маркерами цианей являются гены, кодирующие апопротеины *ПС1* и *ПС2* (*psbA-N* и *psbA-R*) и фикобилисомы (*арсА-Е*, *срсА-І* и *срсА-Е*). По структуре «сигнальных» участков генома, кодирующих *ssu-рРНК* (из малой субъединицы), цианеи принадлежат к домену *Bacteria*. Вместе с другими оксигенными фототрофными бактериями (прохлорофитами и формами с неканоническим пигментным составом), облигатными эндоцитобионтами (цианеллами) и ксеногенными фотосинтетическими органеллами (пластидами) они образуют

эволюционную ветвь, которая отделилась от ствола Bacteria около 0.3 Гyr (3 млрд лет) назад. Бактериальная природа цианей не всегда была очевидной; их лишь сравнительно недавно стали рассматривать в качестве бактерий, и их изучение главным образом во флористическом и экологическом плане продолжает входить в задачи альгологии. Смена статуса *Cyanophyta* на цианобактерий служит не единственным примером ассимиляции бактериологией объектов других биологических дисциплин. Так, например, некоторые Muxobacteria и Actinomycetes были исходно описаны как низшие Fungi (см.: Palleroni, 1997). В свою очередь Halobacteriales, Methanobacteriales, Sulfolobus и Thermoplasma, которые до конца 1970-х гг. считались бактериями, наряду с другими археями должны восприниматься как объекты «археологии».

Первоначально ошибочная атрибуция цианей объясняется тем, что фенотипическая классификация бактерий проводится в соответствии с типом метаболизма (см.: Palleroni, 1983). Однако окислительный фотосинтез в сочетании с автотрофией традиционно воспринимается как дискриминирующий признак растений. Существенное значение имеет и то обстоятельство, что цианеи обычно не проявляют деструктивной активности, не экскретируют специфических метаболитов и непатогенны (т. е. для них нехарактерны те свойства, которые вызвали преимущественный интерес в период становления бактериологии). Метод элективных сред малоэффективен по отношению к цианеям, и для их получения в чистых культурах используются другие приемы (Castenholz, 1988). Еще на раннем этапе изучения цианей было отмечено (Cohn, 1875), что их, как водорослей-дробянок (*Schizophyceae*), можно объединить с грибами-дробянками (*Schizomycetes*, т. е. нефотосинтезирующими бактериями) в общий таксон размножающихся бинарным амитотическим делением растений (*Schizophyta*). Очевидно, что в организационном плане *Schizophyta* сопоставимы с прокариотами. Бактериальная природа цианей была аргументирована в свете концепции, рассматривающей прокариотов и бактерий как тождественные категории (Stanier, 1980). В последнее время получили широкое распространение термин «цианобактерии» и название соответствующего таксона в ранге порядка — Cyanobacteriales (Rippka, Cohen-Bazire, 1983). Однако просьба о легитимизации названия Cyanobacteriales (Stanier et al., 1978) не была поддержана Юридической комиссией ICSB (Международного комитета по систематике бактерий), поскольку в предложенном диагнозе были нарушены правила ICNB.

В связи с тем что в настоящее время прочно обосновано существование двух прокариотных доменов — Bacteria и Archaea (Wheelis et al., 1992), критерию объективности отвечает не дихотомическая, а тритомическая макросистема — бактериальный, эукариотный и архейный морфотипы, основным отличительным признаком которых служит организация мембранного аппарата (см.: Pinevich, 1994). В этой системе цианеи относятся к бактериальному морфотипу, в котором одновременно представлены 3 типа мембранных структур (наружная ОМ-мембрана, цитоплазматическая СМ-мембрана и внутриклеточные ИСМ-мембраны). В отличие от бактерий эукариоты принадлежат к СМ/ИСМ-морфотипу, а археи — к СМ-морфотипу.

Вслед за появлением концепции Cyanobacteriales была широко развернута работа по выделению аксеничных культур и созданы первые коллекции музейных штаммов цианобактерий (см.: Stanier, 1980). Классификация, отражающая состав раздела коллекции типовых культур парижского института Пастера (РСС), учитывает экологические характеристики, культуральные признаки, а также морфологические, ультраструктурные, физиолого-биохимические и молекулярно-биологические свойства примерно 200 штаммов цианобактерий (Rippka et al., 1979, 1981). Система окислительных фототрофных бактерий (отдел, или «секция», который включает цианобактерий отдельно от Prochlorales) приведена в III томе 9-го издания руководства Bergey (см.: Castenholz, Waterbury, 1989) и в сопутствующем определителе. В плане крупных таксонов цианобактерий подразделяются на порядки, или «субсекции»: *Chroococcales*, *Pleurocapsales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales* и *Stigonematales*. Соответствующие

диагнозы основаны на признаках, регистрируемых на организменном уровне: 1) морфотип одноклеточный или трихомный, 2) деление бинарное или множественное, 3) дифференциация в стрессовых условиях отсутствует или образуются цисты («акинеты») и/или диазотрофocyты («гетероцисты»), 4) ветвление истинное или ложное. Диагноз 6-го порядка оксигенных фототрофных бактерий *Prochlorales* дан в соответствии с пигментным критерием, наличием хлорофилла *b* в сочетании с отсутствием фикобилипротеинов. Это явно противоречит логике морфологической классификации цианобактерий, тем более что к прохлорофитам принадлежат как одноклеточные (*Prochloron didemni* и *Prochlorococcus marinus*), так и трихомные (*Prochlorothrix hollandica* и *Prochlorothrix* sp. NVA-8/90) формы.

Классификация, созданная на основе комплексного подхода (Rippka et al., 1979, 1981), учитывает устойчивые фенотипические признаки безотносительно к культуральным условиям (физиологический статус, фазовое состояние) и генетической природе организма (конвергентная форма, мутант). Несмотря на то что в ней соблюдается приоритет ботанических названий таксонов, а морфотип рассматривается как ведущий диагностический признак, эта система существенно отличается от системы *Cyanophyta*. Прежде всего используются ультраструктурные и физиологические критерии. Например, дискриминирующим признаком *Stargia* и *Crinalium* служит геометрия поперечного среза трихома, *Gloeobacter* — отсутствие цитоплазматических мембранных структур, *Gleothoece* — аэробная диазотрофия и т. д. (Lang, 1977; Rippka, Cohen-Bazire, 1983; de Winder et al., 1990). Некоторым таксономически значимым признакам придается измененный смысл. Так, дифференциация «эндоспор» *Pleurocapsales* и «экзоспор» *Chamaesiphon* соответственно интерпретируется как вегетативное размножение путем множественного деления (дробления) и бинарного неэквивалентного деления (почкования). Наконец, один и тот же признак может иметь разный удельный вес в 2 таксономических системах. В частности, образование чехла, которое универсально учитывается в диагностике *Cyanophyta*, служит родовым признаком цианобактерий только в случае одноклеточных штаммов.

Основное отличие системы цианобактерий от системы *Cyanophyta* заключается в том, что классифицируемым материалом служат не живые или зафиксированные пробы и гербарные образцы, а лабораторные культуры. Рост на богатых питательных средах при термостатировании и непрерывном освещении превращает изоляты в монстрозные формы, фенотипы которых адаптированы к условиям искусственного гомеостаза. Более того, внутримультипопуляционная селекция и дрейф генов, происходящие на упомянутом селективном фоне, могут вызвать генетические различия между музейными штаммами и естественными клональными популяциями (Palleroni, 1997). Однако это не может повлечь за собой катастрофические последствия для систематики цианобактерий, поскольку основные морфологические признаки консервативны, а те из них, которые рассматриваются как таксономически значимые, сохраняются даже в условиях физиологического стресса (Stulp, 1982). Таким образом, существует реальная возможность идентификации цианобактерий на видовом уровне не только в природном материале, но и в лабораторных культурах (Stulp, Stam, 1985).

Центральная проблема классификации цианобактерий — создание объективной фенотипической системы, соответствующей распределению объектов на эволюционном древе (см.: Wheelis et al., 1992). Как известно, начиная с 1970-х гг. для реконструкции филогении стал использоваться метод сравнительного анализа геновых последовательностей (см.: Olsen, Woese, 1993; Olsen et al., 1994). В настоящее время достигнуты значительные успехи в изучении генома цианобактерий: построены физические и генетические геномные карты для ряда одноклеточных и нитчатых штаммов, определена полная нуклеотидная последовательность хромосомной ДНК *Synechocystis* sp. PCC6803 (Kaneko, Tabata, 1997). Помимо этого частично секвенированы геномы 5 штаммов цианобактерий и 4 штаммов *Prochlorales*; по коэффициентам гомологии 16S-rPHK построена дендрограмма прокариотных оксифотобионтов, цианелл и пластид (Wilmutte, 1994).

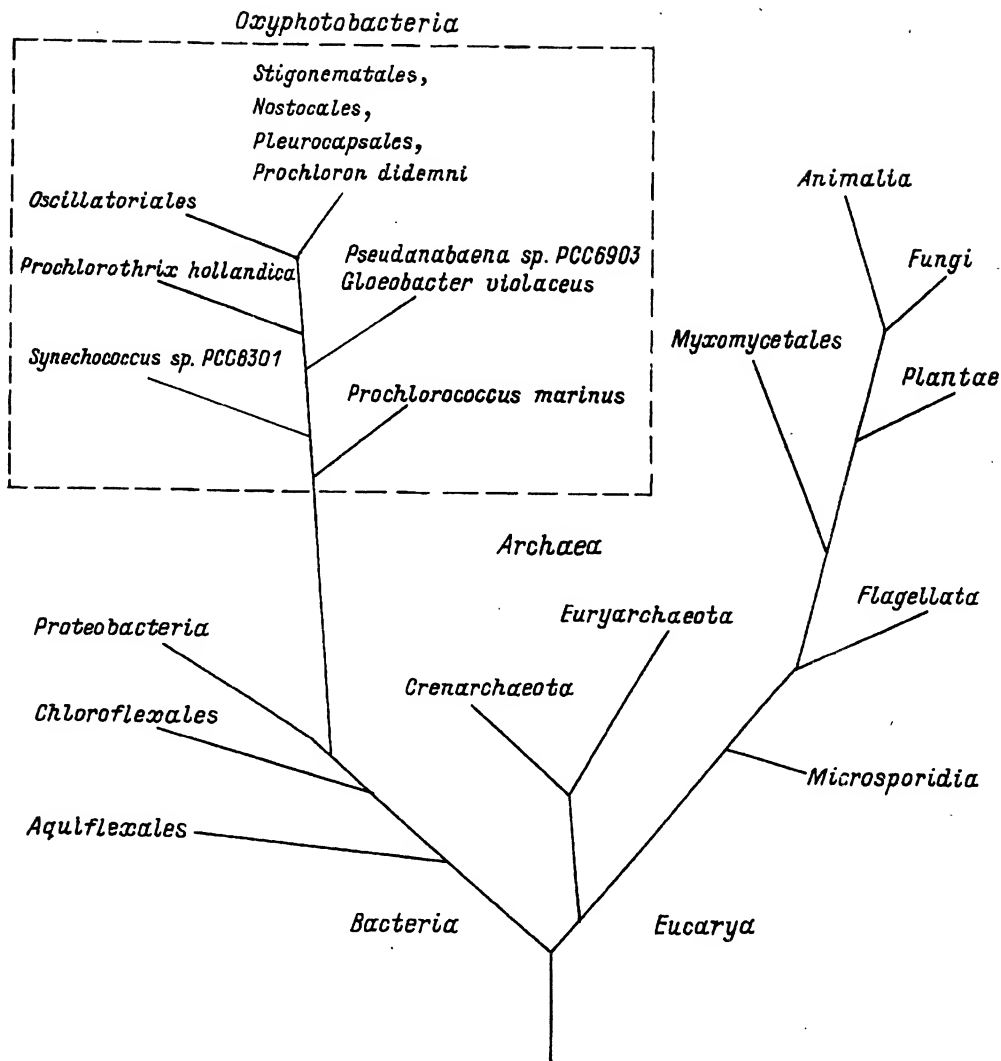


Рис. 1. Глобальное филогенетическое дерево с инфраструктурой ветви Охурphotobacteria (без указания цианелл и пластид; по: Olsen et al., 1994).

Для прокариотных оксифотобионтов, так же как и для других «монадных» организмов, распределение фенотипов по эволюционному дереву не закономерно (рис. 1). По меньшей мере половину порядков нельзя назвать естественными ансамблями, причем максимальную полифилетичность обнаруживают Chroococcales; более сложно организованные Nostocales и Stigonematales, вероятно, монофилетичны (Wil-motte, 1994; Turner, 1997).

Несмотря на то что информация в области секвенирования рРНК получена для сравнительно немногих объектов, очевидно, что морфологическая классификация окислительных фототрофных бактерий и, в частности, цианобактерий, имеет искусственный характер. Не только альтернатива одноклеточный—трихотомный морфотип, но и фундаментальная дихотомия (наличие—отсутствие внутриклеточных мембран) не подкреплены глубокой дивергенцией генов структур. Хотя *Gloeobacter violaceus* действительно представляет собой архаичную форму, к нему непосредственно при-

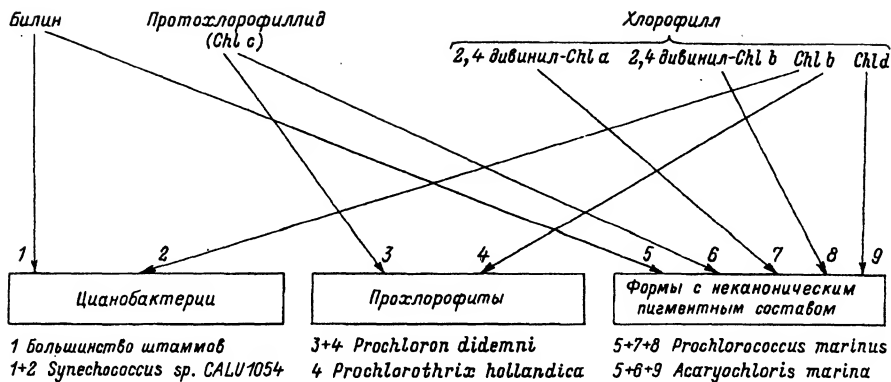


Рис. 2. Хромофорные группы пигментов основного светособирающего комплекса Охуphotobacteria (по: Pinevich et al., 1997b).

мыкают «тилакоидные» *Pseudanabaena*, *Limnothrix* и *Prochlorococcus* (Wilmotte, 1994). Обособление прохлорофитов от цианобактерий по пигментному критерию (Florenzano et al., 1986) также искусственно: *Prochloron didemni*, *Prochlorothrix hollandica* и *Prochlorococcus marinus* соседствуют с одноклеточными и трихомными штаммами цианобактерий в разных ветвях эволюционного древа оксигенных фототрофных бактерий (Wilmotte, 1994). Дальнейшее использование пигментного критерия непродуктивно, поскольку это может превратить отдел Охуphotobacteria в гипертрофированный каталог порядков с монотонными диагнозами, что неизбежно вытекает из разнообразия и мозаичного сочетания светособирающих пигментов у прокариотных оксифотобионтов (рис. 2). Ясно, что из-за рандомизированного распределения организмов на эволюционном древе система оксигенных фототрофных бактерий сохранит искусственный характер и в подобном расширенном варианте. Однако гораздо более существенно, что классификация в соответствии с типами хромофоров несостоятельна по концептуальным соображениям. В плане организации фотосинтетического аппарата основное значение имеет не собственно пигмент, а тип апопротеина и способ ассоциации голокомплекса с фотосинтетической мембраной. Из 6 вариантов антенных комплексов, известных у оксифотобионтов, 4 обнаружены у оксигенных фототрофных бактерий (рис. 3). Некоторые из них могут экспрессироваться индуцибельно и встречаться в различных комбинациях (см.: Pinevich et al.,

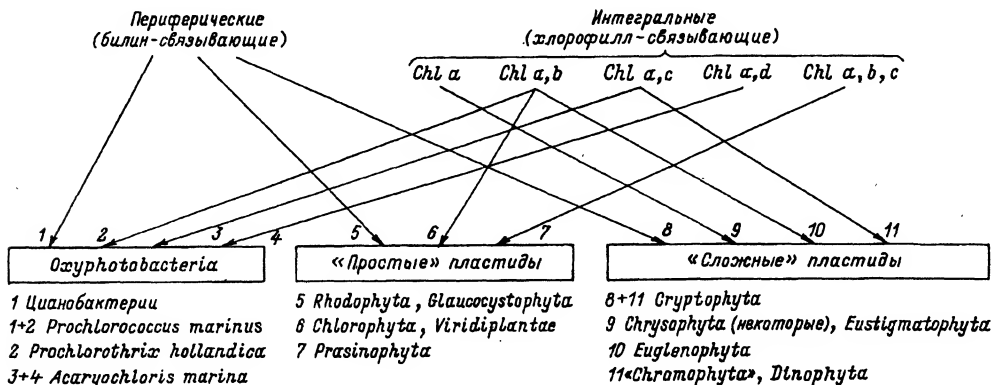


Рис. 3. Апопротеины основного светособирающего комплекса оксифотобионтов (по: Pinevich et al., 1997b).

1997b). Судя по расчетному количеству (127) возможных комбинаций и незаконномерному распределению на эволюционном древе реально выявленных, замена пигментного критерия на антенный также не позволит создать рациональную и одновременно с этим — естественную классификацию оксигенных фототрофных бактерий.

Наконец, систематика *Oxyphotobacteria* нелегитимна из-за нарушения некоторых формальных правил ICNB. В частности, помимо беспрецедентного отступления от правила бинарности не выполняется условие наличия типового рода *Oxyphotobacterium*. Попытки искусственно решить эту проблему (Stanier et al., 1978; Rippka, Cohen-Bazire, 1983) в свое время не увенчались успехом.

Таким образом, необходима ревизия основ классификации прокариотных оксифотобионтов. Вопреки результатам наблюдений, проведенных в широком диапазоне физико-химических параметров среды и показавших устойчивый характер внутриродовых морфологических признаков, последние не учитываются бактериологами. В результате этого система цианобактерий воспроизводит упрощенную классификацию Drouet, которая рассматривает большинство «гайтлерионов» как индуцированные внешними условиями варианты немногих настоящих видов. Видовая классификация подменяется каталогизированием штаммов, причем один и тот же индекс может обозначать разные объекты и наоборот (Rippka et al., 1979, 1981). Хотя в отличие от цианобактерий прокариотные оксифотобионты с неканоническим пигментным составом изначально обладают бинарными названиями и имеют легитимные диагнозы, их положение внутри отдела *Oxyphotobacteria* остается неопределенным. Кроме того, современная система оксигенных фототрофных бактерий только частично отражает реальное биоразнообразие, включающее некультивируемые и криптические формы. И наконец, судя по незаконномерному распределению таксономически значимых признаков в филогенезе, создание естественной классификации прокариотных оксифотобионтов, по-видимому, является принципиально неразрешимой задачей (Wilmotte, 1984; Turner, 1997).

Необходимо также отметить широкое распространение ложных идентификаций цианобактерий. Во многих случаях признаки штаммов не соответствуют диагнозам тех таксонов, к которым их относят при первичном описании (см.: Komárek, Agnostidis, 1989). Помимо этого для многих объектов отсутствует информация о географическом происхождении и экологических условиях в местах обитания. Если последнее указывает на необходимость более упорядоченной работы с коллекционным материалом, то сложность идентификации штаммов свидетельствует о необходимости тотальной ревизии систематики цианобактерий — прежде всего *Chroococcales* и *Oscillatoriales*.

***Oxyphotobacteria* как система прокариотных оксифотобионтов**

В настоящее время классификация прокариотных оксифотобионтов сталкивается с двумя основными проблемами. Прежде всего необходима рациональная система, которая отражала бы полный спектр фенотипического разнообразия *Oxyphotobacteria* и в которой номенклатура цианобактерий соответствовала бы правилам ICNB. Помимо этого невозможно игнорировать закономерные возражения альгологов против односторонней ревизии *Cyanophyta*, осуществляемой бактериологами (см.: Geitler, 1979; Golubić, 1979; Громов, 1981; Кондратьева, 1981, и др.). Высказанная в адрес концепции *Cyanobacteriales* критика носит преимущественно «экологический» характер, отражая разную идеологию изучения микроорганизмов в чистых культурах и в природных популяциях. По мнению альгологов, использование ICNB не позволяет учитывать данные флористических исследований и, поскольку коллекции аксеничных культур лишь отдаленно соответствуют совокупности природных таксонов, их нельзя рассматривать в качестве полноценных представителей биоразнообразия *Cyanophyta* (Golubić, 1979).

Действительно, по правилам ICNB таксономический анализ основывается на определении свойств аксеничных культур. Поэтому описание цианобактерий проводится не путем прямых наблюдений природного материала, а в лабораторных экспериментах с культурами при условии постоянного увеличения общего числа коллекционных штаммов (Rippka et al., 1979).

Общепризнанно, что культуры представляют собой лишь ничтожно малую часть природного разнообразия бактерий. Так, инвентаризация коллекций позволяет оценить их объем приблизительно 700 родами (около 4 тыс. валидно описанных видов), в то время как по скромным прогнозам реальное число видов может достигать 0.5—3.0 млн (см.: Palleroni, 1997). Таким образом, основная часть домена Bacteria — криптические объекты, и современные представления о макросистеме бактерий весьма отдаленно соответствуют действительности (Busse et al., 1996).

В первую очередь это можно объяснить ограниченными масштабами наблюдений, проводимых в большинстве экосистем. Однако существует и другая причина: некоторые бактерии, в том числе отдельные представители цианобактерий (см.: Weller et al., 1991; Rudi et al., 1997), относятся к так называемым некультивируемым формам. Использование PCR (полимеразной цепной реакции) позволяет амплифицировать следы ДНК в природном материале и после секвенирования рДНК локализовать фантомные организмы на филогенетическом древе. Однако отсутствие информации о фенотипических признаках, за исключением тех из них, которые реконструируются на основе анализа общих свойств экосистемы, исключает возможность биологической классификации некультивируемых форм. В частности, последние не имеют родовых названий и взамен обозначаются как «Candidatus» (Muyray, Schleifer, 1994).

Использование метода чистых культур — основного орудия бактериологии предоставляет ограниченную информацию для систематики, и цианобактерии в данном отношении не являются исключением. Тем не менее тезис о существовании особых закономерностей роста микроорганизмов в лабораторных условиях (Golubić et al., 1985), по-видимому, лишен веских оснований. В условиях in(ex) situ всегда реализуются конкретные варианты адаптаций и только универсально стабильные признаки можно считать таксономически значимыми.

Необходимость изучения живых культур для решения вопросов систематики микроскопических водорослей уже давно очевидна (Lewin, 1979). Помимо прямых наблюдений широко применяются ультраструктурные, биохимические, серологические, молекулярно-биологические и прочие методы работы с культивируемым материалом. Однако предложение использовать живые культуры в качестве номенклатурных типов (Lewin, Fogg, 1979) еще не означало намерения подчинить цианей ICNB; потребовалась подробно аргументированная коллективная инициатива (Friedmann, Worowitzka, 1982), в соответствии с которой на них одновременно распространяется действие ICBN и ICNB. Как нетрадиционная мера было предложено: 1) рассматривать живые культуры в качестве номенклатурных типов ICBN, а гербарные и репродукционные материалы — в качестве номенклатурных типов ICNB; 2) считать взаимно валидными описания, отдельно проведенные по правилам ICBN и ICNB.

При поверхностном обсуждении вопроса о таксономическом статусе цианей может сложиться впечатление, что позиции ботаников и бактериологов разнятся только в отношении роли лабораторных культур и что признание таксономического дуализма *Cyanophyta*/цианобактерий полностью исчерпывает предмет дискуссии. Однако в действительности наблюдается более глубокое различие во взглядах, связанное с концептуальной идентификацией организмов и определением положения, занимаемого ими в макросистеме. По мнению ботаников, *Cyanophyta* принадлежат к водорослям, т. е. игнорируется их полная организационная и эволюционная обособленность от остальной (впрочем, тоже синкретической) части данной эколого-физиологической группы.

Классификацию не следует рассматривать как самоцель; она лишь алгоритм, обеспечивающий упорядоченное описание и точную идентификацию объектов, т. е. в ее задачи не входит объяснение закономерностей организации и эволюции живых

организмов (см.: Wheelis et al., 1992). Однако именно эти закономерности составляют основу рациональной (и желательно объективной) классификации. При обсуждении вопроса о системе прокариотных оксифотобионтов этот аргумент несомненно должен быть решающим.

В соответствии с типом светособирающих пигментов (см.: Castenholz, Waterbury, 1989) секция *Oxyphotobacteria* подразделяется на порядок *Prochlorales* и 5 порядков цианобактерий; диагнозы последних основаны на цитологических признаках (морфология и способ деления вегетативных тел, образование специализированных клеток). В ситуации, когда эта секция пополняется представителями с неканоническим пигментным составом, на смену альтернативе фикобилипротеины—хлорофилл *b* приходит мозаичный набор антенных пигментов и голокомплексов (рис. 2, 3). Поэтому светособирающие системы нельзя считать ведущими таксономическими маркерами. Независимо от типа таких систем и в соответствии с диагнозами, основанными на морфологических признаках, оксигенные фототрофные бактерии могут быть отнесены к порядкам *Chroococcales*, *Pleurocapsales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales* и *Stigonematales* (Pinevich et al., 1997b). Тем самым прохлорофиты лишаются ранга отдельного таксона, а цианобактерии приравниваются к секции *Oxyphotobacteria*. Искусственность предлагаемой системы неизбежно вытекает из фенотипического подхода к классификации, который бактериология в той или иной мере предпочитает кладистическому (см.: Palleroni, 1983; Wheelis et al., 1992).

Несмотря на различия ботанических и бактериологических подходов, рациональной основой систематики цианей служит морфология клеток (Turner, 1997). Поэтому компромиссное решение вопроса о таксономическом статусе прокариотных оксифотобионтов следует искать не в дуализме, а в преемственности между *Cyanophyta* и цианобактериями (см.: Pinevich et al., 1997b).

Выше отмечалось, что легитимизации отдела *Oxyphotobacteria* мешает отсутствие референтного рода *Oxyphotobacterium*, аналогично тому как отсутствие рода *Cyanobacterium* в свое время воспрепятствовало легитимизации порядка *Cyanobacteriales* (Rippka, Cohen-Bazire, 1983). Для обоснованного выбора носителя названия *Oxyphotobacterium* необходимо, чтобы этот представитель прокариотных оксифотобионтов, во-первых, был бы «оригинальным», т. е. объектом, исходно описанным и названным в соответствии с правилами номенклатуры бактерий, что позволило бы избежать нарушения приоритета при попытке переименования таких ботанических родов, как *Synechococcus*, *Anabaena* и т. д.; во-вторых, представлял бы собой «нейтрально-собирательную» форму, т. е. имел простой морфотип в сочетании с поливариантностью светособирающих систем; в-третьих, относился бы к «тривиальным» объектам, т. е. обладал большим ареалом, развивался в широком диапазоне условий окружающей среды и достигал высокой плотности природных популяций. Указанным требованиям более всего соответствуют пикопланктонные одноклеточные формы — *Prochlorococcus marinus* и *Acaryochloris marina* (Chisholm et al., 1988; Miyashita et al., 1997). Действительно, они изначально рассматриваются как бактерии, и их оригинальное описание было дано в соответствии с правилами ICNB. Эти организмы характеризуются «генерализованными» морфологией (эллипсоидные бинарно делящиеся клетки) и ультраструктурой (концентрически-периферический тип ламеллярной системы). В отличие от традиционных цианобактерий и прохлорофитов они обладают сложными наборами пигментов светособирающего антенного комплекса (хлорофиллы *a*, *d*, дивинил-хлорофиллы *a*, *b*; фикоэритрин). Более того, в случае *A. marina* хлорофилл *d* входит даже в состав антенн реакционных центров. Наконец, эти бактерии являются широкораспространенными компонентами пикопланктона эуфотической зоны Атлантики (*Prochlorococcus marinus*) или рутинными эписимбионтами асцидий на коралловых рифах Тихого океана (*Acaryochloris marina*). Более выраженная специфичность *A. marina* (симбиотический экотип и присутствие хлорофилла *d*) окончательно склоняет выбор в пользу *Prochlorococcus marinus*. Хотя переименование *P. marinus* «технически» проблематично, поскольку под данным названием он уже фигурирует в многочисленных (главным образом океанологических) публикаци-

ях, существование подобных объектов позволяет легитимно ввести таксон, название которого точно отражало бы фенотип одной из 11 ветвей эволюционного древа домена Bacteria (Turner, 1997).

Появление типового рода *Oxypotobacterium* позволило бы легитимно заменить название *Chroococcales* на *Oxypotobacteriales* ord. nov. (хроококковые цианобактерии, одноклеточные прохлорофиты и *Acaryochloris marina*).

Второе предложение в области таксономии цианобактерий касается замены штаммовых индексов видовыми эпитетами. Как известно, бактериологическая система приводит лишь отдельные бинарные названия, причем ультраструктурные критерии вроде отсутствия тилакоидов (*Gloeobacter violaceus*, см.: Rippka et al., 1974) вообще не признаны в альгологии. С другой стороны, если бинарное название соответствует редкому морфотипу (*Starria zimbabweensis*, см.: Lang, 1977), ботанические виды без труда ассимилируются бактериологией. Существуют отдельные примеры, когда приоритетные бактериологические видовые названия так же основываются на уникальной морфологии (*Cyanospira rippkae*, см.: Florenzano et al., 1985). Однако в случае «перегруженных» ботанических родов (*Synechococcus*, *Synechocystis*, *Oscillatoria*, *Anabaena* и др.) бактериологическая система в целом игнорирует морфологические детали, которые не регистрируются у культивируемых объектов (в отличие от природных образцов). Подобная стратегия делает невозможной диагностику видов, и суррогатом вырожденных видовых названий становятся штаммовые индексы. Хотя отсутствие видовых названий, естественно, не сказывается на эффективности молекулярно-генетических исследований, таксономия бактерий несовместима с сознательным отступлением от правила бинарности. Очевидно, что решением данной проблемы не может быть децимация ботанических видов в узких интересах бактериологической классификации. Для того чтобы распространить бинарную номенклатуру на систему цианобактерий, одновременно не нанося ущерба таксономическому приоритету, аббревиатуру термина «species» можно было бы рекомендовать заменить повторами родовых названий (тавтологический вариант видового эпитета). Монотонность конструкций типа *Anabaena anabaena* и т. д. представляется относительно приемлемой платой за нормализацию таксономии цианобактерий на видовом уровне.

Сформулированные предложения несомненно являются дискуссионными; их основная цель — создание классификации, которая отвечала бы современному уровню исследований цианей и других прокариотных оксифотобионтов.

Заключение

В последнее время в первую очередь благодаря использованию молекулярно-биологических методов наблюдается существенный прогресс в изучении организации и филогении цианей (см.: Matthijs et al., 1994). Поэтому дискуссионный таксономический статус этих микроорганизмов воспринимается как анахронизм и одновременно — как проблема выбора стратегии для разработки их современной систематики.

Первая, традиционная стратегия представляет собой попытку усовершенствовать ботаническую классификацию *Cyanophyta*; при этом цианеи остаются в подчинении ICBN. Вторая, дуалистическая стратегия основана на интерпретации цианей одновременно как водорослей и как бактерий. Такое решение подразумевает, что они остаются объектами ботаники, однако независимо от этого оказываются в подчинении ICNB. Третья, оппортунистическая стратегия интерпретирует цианей исключительно как бактерий и требует их переподчинения ICNB. Наконец, возможна четвертая, максималистская стратегия — создание отдельного кодекса номенклатуры цианей, что соответствовало бы принципу «каждое царство должно иметь собственный кодекс» (см.: Corliss, 1993).

Как уже отмечалось, первая, традиционная стратегия не согласуется с современными представлениями о клеточной биологии, биоразнообразии и филогении прокариотных оксифотобионтов; несмотря на попытки модернизировать систематику

Cyanophyta с помощью комплексного подхода, она остается анахроничной (см.: Melkonian, 1991). Большинство альгологов отдают предпочтение второй, дуалистической стратегии (см.: Friedmann, Bogowitzka, 1982), однако таксономический дуализм также не является решением проблемы: в действительности — это временное состояние реформируемой систематики, или псевдодуализм объектов, бактериальная организация и принадлежность которых к домену *Bacteria* неопровержимо доказаны. Таким образом, не существует альтернативы третьей, оппортунистической стратегии, переподчиняющей цианей ICNB. При этом система цианобактерий должна остаться ботанической с точки зрения приоритета названий и использования морфологии как ведущего дискриминирующего признака (Pinevich et al., 1997b). Что касается четвертой, максималистской стратегии, то ее использование применительно к цианобактериям столь же нереалистично, как и в отношении других ветвей эволюционного дерева *Bacteria*, каждая из которых может претендовать на таксономический ранг отдела.

Интересно, что по мере изменения представлений о таксономическом статусе цианей пигментный и структурный критерии поочередно выступали в роли ведущего. В исходной классификации это был тип вспомогательного фотосинтетического пигмента (*Cyanophyta*; фикобилипротеины; см.: Desikachary, 1973). Затем на смену ему пришел тип клеточного строения (цианобактерии; прокариоты; см.: Stanier, 1980). На следующем этапе альтернатива «хлорофилл *b*—фикобилипротеины» определила раздельное положение цианей и прохлорофитов в ботанической (*Cyanophyta* и *Prochlorophyta*; см.: Melkonian, 1991) и бактериологической (цианобактерии и *Prochlorales*; см.: Castenholz, Waterbury, 1989) системах. Открытие мозаичного пигментного состава прокариотных оксифотобионтов вновь вывело морфологический принцип классификации на передний план (Pinevich et al., 1997b).

Фундаментом биоразнообразия *Oxyphtobacteria* является, с одной стороны, клеточная морфология, с другой стороны, молекулярное строение светособирающих антенных комплексов. Описание *Cyanophyta* и их классификация традиционно осуществлялись на морфологической основе, причем высокая активность флористических исследований отмечается на протяжении целого столетия (вторая половина XIX—первая половина XX вв., см.: Anagnostidis, Komárek, 1985). Изучение прокариотных оксифотобионтов с помощью методов молекулярной биохимии с начала 1970-х гг. позволило обнаружить объекты, сочетающие в себе тривиальную морфологию с неканоническим пигментным составом светособирающих антенн. Эти объекты привлекают внимание исследователей в различных областях фотобиологии; в первую очередь они интересны для понимания эволюции фотосинтетического аппарата (Matthijs et al., 1994).

Использование современных экспериментальных подходов к изучению прокариотных оксифотобионтов открывает дорогу новым взглядам на их биоразнообразие, функциональную организацию и филогению. В свою очередь предстоящая ревизия *Oxyphtobacteria* призвана завершить дискуссию о дуализме *Cyanophyta*/цианобактерий, и можно предположить, что систематика цианей вскоре выйдет на уровень с систематикой других представителей домена *Bacteria*.

Исследование выполнено при финансовой поддержке национальной программы «Университеты России — фундаментальные исследования» (грант № 2281).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громов Б. В. Положение синезеленых водорослей в системе прокариот // Вестн. ЛГУ. 1981. № 21. С. 100—105.
- Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. М.; Л., 1936. 984 с.
- Кондратьева Н. В. О недопустимости подчинения номенклатуры синезеленых водорослей (*Cyanophyta*) действию международного кода номенклатуры бактерий // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 215—216.

Кондратьева Н. В. Современные подходы к разработке систематики *Cyanophyta* // Альгология. 1997. Т. 7. № 4. С. 409—418.

Пиневиц А. В., Чунаев А. С. Проблемы таксономии и филогенеза прохлорофит — прокариотических организмов, имеющих хлорофилл *b* // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 2. С. 535—540.

Полянский В. И. О некоторых вопросах филогении водорослей // Вестн. ЛГУ. 1959. № 21. С. 5—13.

Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22—32.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approaches to the classification system of cyanophytes. 1 — Introduction // Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies. 1985. Vol. 71. N 1-2. P. 291—302.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 — Oscillatoriales // Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies. 1988. Vol. 80. N 1-4. P. 327—472.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 5 — Stigonematales // Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies. 1990. Vol. 85. N 1. P. 1—73.

Antia N. J. A critical appraisal of Lewin's Prochlorophyta // Br. Phycol. J. 1977. Vol. 12. N 1. P. 271—276.

Bhalerao R. P., Gillbro T., Gustafsson P. Functional phycobilisome core structures in a phycocyanin-less mutant of cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC7942 // Photos. Res. 1995. Vol. 45. N 1. P. 61—70.

Burggraf S., Huber H., Stetter K. O. Reclassification of the crenarchaeal orders and families in accordance with 16S rRNA sequence data // Int. J. Syst. Bacteriol. 1997. Vol. 47. N 4. P. 657—660.

Busse H.-J., Denner E. B. M., Lubitz W. Classification and identification of bacteria: current approaches to an old problem. Overview of methods used in bacterial systematics // J. Biotechnol. 1996. Vol. 47. N 1. P. 3—38.

Castenholz R. W. Culturing methods for cyanobacteria // Meth. Enzymol. 1988. Vol. 67. P. 68—93.

Castenholz R. W., Waterbury J. B. Taxa of the cyanobacteria // Bergey's manual of systematic bacteriology. Baltimore, 1989. Vol. 3. P. 1727—1728.

Chisholm S. W., Olson R. J., Zettler E. R. et al. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone // Nature. 1988. Vol. 334. N 6180. P. 340—343.

Cohen Z., Margheri M. C., Tomaselli L. Chemotaxonomy of cyanobacteria // Phytochemistry. 1995. Vol. 40. N 4. P. 1155—1158.

Cohn F. Untersuchungen ueber Bakterien // Beitr. Biol. Pflanz. 1875. B. 1. S. 141—207.

Corliss J. O. Should there be a separate code of nomenclature for the protists? // BioSystems. 1993. Vol. 28. N 1. P. 1—14.

Corliss J. O. An interim utilitarian («user-friendly») hierarchical classification and characterization of the protists // Acta Protozool. 1994. Vol. 33. N 1. P. 1—51.

Desikachary T. V. Status of classical taxonomy // The biology of blue-green algae. Oxford e. a., 1973. P. 473—481.

Drouet F. Revision of the *Stigonemataceae*: with summary of the classification of the blue-green algae. Vaduz, 1981. 218 p.

Florenzano G., Balloni W., Materassi R. Nomenclature of *Prochloron didemni* (Lewin 1977) sp. nov., nom. rev., *Prochloron* (Lewin 1976) gen. nov., nom. rev., *Prochloraceae* fam. nov., *Prochlorales* ord. nov., nom. rev. in the class *Protobacteria* Gibbons and Murray 1978 // Int. J. Syst. Bacteriol. 1986. Vol. 36. N 2. P. 351—353.

Florenzano G., Sili C., Pelosi E., Vincenzini M. *Cyanospira ripphae* and *Cyanospira capsulata* (gen. nov. and spp. nov.): new filamentous heterocystous cyanobacteria from Magadi lake (Kenya) // Arch. Microbiol. 1985. Vol. 140. N 3. P. 301—306.

Friedmann E. I., Borowitzka L. J. The symposium on taxonomic concepts in blue-green algae: towards a compromise with the Bacteriological Code? // Taxon. 1982. Vol. 31. N 4. P. 673—683.

Geitler L. *Cyanophyceae* // Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Leipzig, 1932. Bd 14. S. 1—1196.

Geitler L. Einige kritische Bemerkungen zu neuen zusammenfassenden Darstellungen der Morphologie und Systematik der Cyanophyceen // Plant Syst. Evol. 1979. Vol. 132. N 2. P. 153—160.

Gest H. History of concepts of the comparative biochemistry of oxygenic and anoxygenic photosynthesis // Photos. Res. 1993. Vol. 35. N 1. P. 87—96.

Gibbons N. E., Murray R. G. E. Validation of *Cyanobacteriales stanieri* in Gibbons and Murray 1978 as a new order of the kingdom *Procaryotae* Murray 1968, and of the use of neuter plural endings for *Photobacteria* and *Scotobacteria* classes nov. Gibbons and Murray 1978 // Int. J. Syst. Bact. 1978. Vol. 28. N 2. P. 332—333.

- Golubić S. Cyanobacteria (blue-green algae) under the Bacteriological Code? An ecological objection // *Taxon*. 1979. Vol. 28. N 4. P. 378—389.
- Golubić S., Campbell S. E., Zehnder A. The 9th Symposium of the International Association for Cyanophyte Research // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies*. 1985. Vol. 71. N 1-2. P. 3—14.
- Griffith A. J. A descriptive nomenclature for isolates of cyanobacteria // *Br. Phycol. J.* 1984. Vol. 19. N 2. P. 233—238.
- Hess W. R., Partensky F., Staay G. W. M. van der et al. Coexistence of phycoerythrin and chlorophyll *a/b* antenna in a marine prokaryote // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1996. Vol. 93. N 20. P. 11126—11130.
- Hoffmann L. Criteria for the classification of blue-green algae (cyanobacteria) at the genus and at the species level // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies*. 1988. Vol. 80. N 1-4. P. 131—139.
- Holton R. W. Some possible chemotaxonomic approaches to understanding cyanobacterial taxonomy and phylogeny // *Ann. NY Acad. Sci.* 1981. Vol. 361. N 2. P. 397—408.
- Jensen T. E. Cyanobacterial cell inclusions of irregular occurrence: systematic and evolutionary implications // *Cytobios*. 1984. Vol. 39. N 1. P. 35—62.
- Kaneko T., Tabata S. Complete genome structure of the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC6803 // *Plant Cell Physiol*. 1997. Vol. 38. N 11. P. 1171—1176.
- Komárek J. Prospects for taxonomic developments // *The biology of blue-green algae*. Oxford e. a., 1973. P. 482—486.
- Komárek J. Towards combined approach for the taxonomy and species delimitation of picoplanktonic cyanoprokaryotes // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies*. 1996. Vol. 117. P. 377—401.
- Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales* // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies*. 1986. Vol. 82. N 3. P. 157—226.
- Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4 — *Nostocales* // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies*. 1989. Vol. 82. N 3. P. 247—345.
- Komárek J., Časlavská J. Thylakoid patterns in oscillatoriacean cyanophytes // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies*. 1991. Vol. 84. N 3. P. 267—270.
- Lang N. J. *Starrria zimbabweensis* (Cyanophyceae) gen. nov. et sp. nov.: a filament triradiate in tranverse section // *J. Phycol.* 1977. Vol. 13. N 3. P. 288—296.
- Larkum A. W. D., Scaramuzzi C., Cox G. C. et al. Light-harvesting chlorophyll *c*-like pigment in *Prochloron* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1994. Vol. 91. N 13. P. 679—683.
- Lewin R. A. Prochlorophyta as a proposed new division of algae // *Nature*. 1976. Vol. 261. N 5143. P. 691—698.
- Lewin R. A. Formal taxonomic treatment of cyanophytes // *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1979. Vol. 29. N 4. P. 411—412.
- Lewin R. A., Fogg G. E. Typification of microorganisms: a proposal // *Taxon*. 1979. Vol. 27. N 4. P. 121—132.
- Matthijs H. C. P., Staay G. W. M. van der, Mur L. R. Prochlorophytes: the «other» cyanobacteria? // *The molecular biology of cyanobacteria*. Dordrecht e. a., 1994. P. 49—64.
- McGuire R. F. A numerical taxonomic study of *Nostoc* and *Anabaena* // *J. Phycol.* 1984. Vol. 20. N 3. P. 454—460.
- Melkonian M. Systematics and evolution of algae // *Progr. Bot.* 1991. Vol. 52. N 2. P. 271—307.
- Miyashita H., Adachi K., Kurano N. et al. Pigment composition of a novel oxygenic photosynthetic prokaryote containing chlorophyll *d* as the major chlorophyll // *Plant Cell Physiol*. 1997. Vol. 38. N 3. P. 274—281.
- Murray R. G. E., Schleifer K. H. Taxonomic notes: a proposal for recording the properties of putative taxa of prokaryotes // *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1994. Vol. 44. N 1. P. 174—176.
- Nierzwicki-Bauer S., Balkwill D. L., Stevens S. E., Jr. Three-dimensional ultrastructure of a unicellular cyanobacterium // *J. Cell Biol.* 1983. Vol. 97. N 9. P. 713—722.
- Olsen G. J., Woese C. R. Ribosomal RNA: a key to phylogeny // *The FASEB J.* 1993. Vol. 7. N 1. P. 113—123.
- Olsen G. J., Woese C. R., Overbeek R. The winds of (evolutionary) change: breathing new life into microbiology // *J. Bacteriol.* 1994. Vol. 176. N 1. P. 1—6.
- Palleroni N. J. The taxonomy of bacteria // *BioScience*. 1983. Vol. 33. N 6. P. 370—377.
- Palleroni N. J. Prokaryotic diversity and the importance of culturing // *Antonie van Leeuwenhoek*. 1997. Vol. 72. N 1. P. 3—19.
- Partensky F., LaRoche J., Wyman K., Falkowski P. G. The divinyl-chlorophyll *a/b*-protein complexes of two strains of the oxyphototrophic marine prokaryote *Prochlorococcus* — characterization and response to changes in growth irradiance // *Photos. Res.* 1997. Vol. 51. N 2. P. 209—222.

Pinevich A. V. Membrane system pattern as applied to cytological conceptualism: is the prokaryote/eukaryote dichotomy to be rejected? // *Endocytobiosis Cell Res.* 1994. Vol. 10. N 3. P. 159—166.

Pinevich A. V., Averina S. G., Gavrilova O. V. *Pseudanabaena* sp. with short trichomes: a comment on the occurrence and taxonomic implications of brevitrachomy in oscillatoriacean cyanophytes // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies.* 1997a. Vol. 120. N 1. P. 1—9.

Pinevich A. V., Averina S. G., Velichko N. V. Another view on the role of photosynthetic pigments in taxonomy of oxygenic-phototrophic bacteria: proposed rejection of the order *Prochlorales* Florenzano, Balloni, and Materassi 1986 (emend. Burger-Wiersma, Stal, and Mur 1989), the family *Prochloraceae* Florenzano, Balloni, and Materassi 1986, and the family *Prochlorothrichaceae* Burger-Wiersma, Stal, and Mur 1989 // *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1997b. Vol. 47. N 4. P. 1264—1267.

Rippka R., Cohen-Bazire G. The Cyanobacteriales: a legitimate order based on the type strain *Cyanobacterium stanieri*? // *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*. 1983. T. 134B. N 1. P. 21—36.

Rippka R., Deruelles J., Waterbury J. B. et al. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria // *J. Gen. Microbiol.* 1979. Vol. 111. N 1. P. 1—61.

Rippka R., Waterbury J., Cohen-Bazire G. A cyanobacterium which lacks thylakoids // *Arch. Microbiol.* 1974. Vol. 100. N 4. P. 419—436.

Rippka R., Waterbury J. B., Stanier R. Y. Provisional generic assignments for cyanobacteria in pure culture // *The prokaryotes, a handbook on habitats, isolation, and identification of bacteria.* Berlin e. a., 1981. P. 247—256.

Rudi K., Skulberg O. M., Larsen F., Jakobsen K. S. Strain characterization and classification of oxyphotobacteria in clone cultures on the basis of 16S rRNA sequences from the variable regions V6, V7, and V8 // *Appl. Envir. Microbiol.* 1997. Vol. 63. N 7. P. 2593—2599.

Silva P. C. Classification of algae // *Physiology and biochemistry of algae.* New York; London, 1962. P. 827—836.

Stanier R. Y. The journey, not the arrival, matters // *Ann. Rev. Microbiol.* 1980. Vol. 34. P. 1—48.

Stanier R. Y., Sistrom W. R., Hansen T. A. et al. Proposal to place the nomenclature of the cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the International Code of Nomenclature of Bacteria // *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1978. Vol. 28. N 2. P. 335—336.

Stulp B. K. Morphological variability of *Anabaena* strains (*Cyanophyceae*) under different culture conditions // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies.* 1982. Vol. 63. N 2. P. 165—176.

Stulp B. K., Stam W. T. Genotypic relationships between strains of *Anabaena* (*Cyanophyceae*) and their correlation with morphological affinities // *Br. Phycol. J.* 1984. Vol. 19. N 3. P. 287—301.

Stulp B. K., Stam W. T. Taxonomy of the genus *Anabaena* (*Cyanophyceae*) based on morphological and genotypic criteria // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies.* 1985. Vol. 71. N 1-2. P. 257—268.

Turner S. Molecular systematics of oxygenic photosynthetic bacteria // *Pl. Syst. Evol. (Suppl.)*. 1997. Vol. 11. N 1. P. 13—52.

Turon X., Hernandez-Marine M., Catalan J. A new species of *Komvophoron* (*Cyanophyta, Borziaceae*) epibiotic on ascidians from the Mediterranean Sea // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies.* 1991. Vol. 92. N 2. P. 249—259.

Weller R., Walsh Weller J., Ward D. M. 16S rRNA sequences of uncultivated hot spring cyanobacterial mat inhabitants retrieved as randomly primed cDNA // *Appl. Envir. Microbiol.* 1991. Vol. 57. N 4. P. 1146—1151.

Wheeler M. L., Kandler O., Woese C. R. On the nature of global classification // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1992. Vol. 89. N 4. P. 2930—2934.

Whitton B. A. The taxonomy of blue-green algae // *Br. Phycol. J.* 1969. Vol. 4. N 1. P. 121—123.

Wilmotte A. Molecular evolution and taxonomy of the cyanobacteria // *The molecular biology of cyanobacteria.* Dordrecht e. a., 1994. P. 1—25.

Wilmotte A., Golubić S. Morphological and genetic criteria in the taxonomy of *Cyanophyta/Cyanobacteria* // *Arch. Hydrobiol./Suppl., Algological Studies.* 1991. Vol. 92, N 1. P. 1—24.

Winder B. de, Stal L. J., Mur L. R. *Crinalium epipsammum* sp. nov.: a filamentous cyanobacterium with trichomes composed of elliptical cells and containing poly- β -(1,4)glucan (cellulose) // *J. Gen. Microbiol.* 1990. Vol. 136. N 7. P. 1645—1653.

Prokaryotic oxyphotobionts, which are mainly represented by cyanea, belong to the best-studied microorganisms, that is paradoxically combined with uncertainty of their systematic position. Cyanea are hitherto included into two different classification systems, being treated as either *Cyanophyta* or cyanobacteria. It is now evident that prokaryotic oxyphotobionts, which demonstrate both bacteria-related phylogeny and bacteria-type cellular organization, should not be classified as the objects of botany. The bacteriological classification of prokaryotic oxyphotobionts is in turn based on the inconsistent assembly of criteria, and it violates some of the rules of Bacteriological Code: 1) all cyanobacterial orders, which have morphology-based diagnoses, are delimited from the Prochlorales; 2) the name of division Oxyphotobacteria is illegitimate; 3) the species-grade discrimination level is not filled in. Both classifications are incomplete from the viewpoint of biodiversity of prokaryotic oxyphotobionts, in particular, the forms containing non-traditional (combinations of) pigments are ignored. Based on literature data, prokaryotic oxyphotobionts should be the subject of bacteriological classification, although a botanical system of morphological criteria should be chosen as main principle. In order to legitimize the taxon Oxyphotobacteria, candidate organism for the establishment of the type genus *Oxyphotobacterium* is offered. For cyanobacteria which lack species epithets, tautological constructions deduced from the original generic names of *Cyanophyta* are suggested.

(582.475+582.475.2+582.632.1):581.824.2:576.314.7

© Л. Л. Новицкая, Е. А. Житкова, З. Д. Бумагина

УЛЬТРАСТРУКТУРА ОБОЛОЧЕК СИТОВИДНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СОСНЫ,
ЕЛИ И БЕРЕЗЫL. L. NOVITSKAYA, E. A. ZHITKOVA, Z. D. BUMAGINA. ULTRASTRUCTURE OF SIEVE ELEMENT
WALLS IN PINE, SPRUCE AND BIRCH

Проведен сравнительный электронно-микроскопический анализ оболочек ситовидных элементов проводящей флоэмы ствола березы *Betula pubescens*, сосны *Pinus sylvestris* и ели *Picea abies*. Установлено, что в отличие от березы, у которой ситовидные трубки имеют типичные первичные оболочки, у исследованных видов хвойных оболочки ситовидных клеток обладают перламутровыми утолщениями. Сделан вывод о том, что перламутровые утолщения представляют собой особый тип вторичных оболочек со специфическим отложением слоев целлюлозных микрофибрилл. Высказано предположение, что перламутровые оболочки, наряду с важной ролью в апопластическом транспорте веществ участвуют в регуляции флоэмного транспорта в целом, выполняя функцию резервуара для создания лабильного запаса сахарозы. Исходя из этой точки зрения, дано объяснение таксоноспецифичности распространения перламутровых оболочек и многовариантности их развития в разных ситовидных элементах в различных частях растения.

Ключевые слова: ситовидные трубки, проводящая флоэма, перламутровые утолщения, флоэмный транспорт.

В световом микроскопе на поперечных срезах свежего материала внутренний (обращенный в полость клетки) слой оболочек ситовидных элементов флоэмы иногда имеет специфический жемчужный блеск. Это дало основание назвать его перламутровым слоем, перламутровым утолщением или перламутровой оболочкой (Esau, Cheadle, 1958).

Перламутровые оболочки были обнаружены у растений, различных по систематическому положению. Внутри изученных в этом отношении систематических групп найдены виды, для ситовидных элементов которых характерны перламутровые утолщения, и виды, у которых они не развиваются.

К. Esau и V. A. Cheadle (1958) исследовали наличие перламутровых оболочек у двудольных. Из 142 видов, относившихся к 121 роду 58 семейств, только 45 видов имели перламутровые оболочки. У них под световым микроскопом можно было различить тонкую первичную оболочку и слой перламутрового утолщения, граничащий с внутренней полостью ситовидного элемента. По данным А. Fahn (1974), перламутровые оболочки имеются у представителей *Magnolia*, *Laurus*, *Rhamnus* и *Persea*, но они отсутствуют у представителей *Causaria*, *Crataegus*, *Fraxinus*, *Morus*, *Populus*, *Salix*, *Passiflora* и многих других родов. Что касается хвойных, то в литературе указывается на наличие перламутровых оболочек у ситовидных клеток некоторых представителей сем. *Pinaceae* (Abbe, Crafts, 1939; Srivastava, 1969; Chafe, Doohan, 1972). Исследование ситовидных элементов примитивных сосудистых растений позволило выявить перламутровые оболочки у нескольких видов папоротников (Hebant, 1969; Evert, Eichhorn, 1976).

Таким образом, перламутровые оболочки могут развиваться как в высокоспециализированных ситовидных трубках покрытосеменных растений (однодольных и двудольных), так и в ситовидных клетках голосеменных (хвойные) и папоротников.

У видов двудольных, имеющих перламутровые оболочки, был отмечен широкий ряд вариаций по их толщине (Esau, Cheadle, 1958; Fahn, 1974). В то же время

показано, что перламутровая оболочка никогда не откладывается в области ситовидных полей, даже когда настолько утолщается, что почти закрывает просвет клетки (Esau, 1969).

C. Hebant (1969) обнаружил, что развитие перламутровой оболочки у тропических папоротников зависит от типа органа, возраста ситовидного элемента и его местоположения. R. F. Evert и S. E. Eichhorn (1976) показали, что у 4 исследованных ими видов папоротников перламутровые оболочки формировались в большинстве элементов прото- и метафлоэмы, хотя не обязательно во всех элементах. Эти авторы отметили также, что перламутровые оболочки могут встречаться в одних частях растений, но их нет в других. Что касается первичной флоэмы семенных растений, то, например, у метафлоэмы корня ячменя *Hordeum vulgare* L. стадия перламутрового утолщения вообще отсутствует, тогда как ситовидные элементы протофлоэмы формируют достаточно толстые перламутровые оболочки (Danilova, Telepova, 1978; Данилова, Телепова, 1981).

В некоторых ситовидных элементах перламутровый слой оболочек временный по природе и уменьшается в толщину или исчезает с возрастом клетки. Это часто наблюдается у первичных ситовидных элементов. Обычно сжатие перламутровой оболочки объясняется ее дегидратацией (Esau, 1969). Наряду с этим существует мнение, что такие изменения оболочки нельзя сводить только к ее обезвоживанию и что несомненно они должны иметь глубокий физиологический смысл. Очевидно, у некоторых видов перламутровые утолщения оболочек ситовидных элементов имеют значение для поддержания определенного уровня оплодотворенности флоэмы. Подтверждением тому служит пример с папоротниками. Так, папоротники, которые проходят через периоды засухи, имеют хорошо развитые перламутровые оболочки, тогда как растения, которые растут в воде и в зонах постоянной влажности, теряют эти слои оболочки (Hebant, 1969). М. Ф. Данилова и М. Н. Телепова (1981) высказывают предположение о том, что перламутровые утолщения представляют собой своего рода запас материала клеточной оболочки, расходуемый в процессе растяжения ситовидного элемента после прекращения функционирования аппарата Гольджи. Этим, по мнению авторов, можно объяснить уменьшение в толщину или исчезновение перламутрового слоя с возрастом ситовидного элемента. Согласно Evert и Eichhorn (1976), толстые перламутровые оболочки могут затруднять ток веществ через ситовидные элементы. А. Л. Курсанов (1976) также считает, что перламутровые утолщения наряду с каллозными отложениями в каналах ситовидных пор участвуют в регулировании проходимости ситовидных элементов путем сужения их полости. Причем там, где эти утолщения имеются, внутренний просвет ситовидных трубок иногда настолько сужается, а объем апопласта, образуемого утолщениями стенки, так возрастает, что это должно создать предпосылки для перераспределения ассимилятов, передвигающихся внутри ситовидных элементов в радиальном направлении.

J. Cronshaw (1974) считает, что формирование перламутровых оболочек имеет много общего с аналогичными процессами в других типах клеток. По данным Даниловой и Телеповой (1981), их образование начинается сразу после дифференциации ядра, тесно связано с активностью комплекса Гольджи и продолжается вплоть до начала дегенеративных изменений в структуре ядра и цитоплазмы. На ранних стадиях дифференциации ситовидных элементов плазмалемма обычно имеет изогнутую форму, указывающую на интенсивную поверхностную активность, наблюдается отделение от нее везикул (пузырьков). В периферической цитоплазме отмечается присутствие микротрубочек. Однако в процессе формирования перламутровых утолщений системы микротрубочек разрушаются. Как указывает Ю. В. Гамалей (1981), этим принципиально различаются механизмы утолщения оболочек в ситовидных элементах и в трахеальных элементах и волокнах. У последних система микротрубочек влияет на микрофибрилярную структуру вторичного утолщения — в случае ее искусственного удаления формируется уродливое утолщение.

Относительно химического состава оболочек ситовидных элементов сведения довольно немногочисленные. Несмотря на то что перламутровые оболочки вторичной

флоэмы двудольных обычно окрашиваются с трудом, о них сообщают как о состоящих из целлюлозы и пектина (Esau, Cheadle, 1958; Esau, 1969). Известно, что даже при значительной толщине они остаются нелигнифицированными. Согласно данным гистохимического исследования перламутровых оболочек ситовидных клеток *Pinus strobus* L., они богаты материалом матрикса и содержат некоторое количество целлюлозы (Srivastava, O'Brien, 1966). При исследовании в поляризованном свете, напротив, обнаружилось высокое содержание целлюлозы в перламутровых оболочках этой сосны (Srivastava, 1969). Evert и Eichhorn (1976) отмечают, что развитие перламутрового слоя у папоротников тесно связано с появлением в экстрацитоплазматическом пространстве большого количества фибриллярного материала. Специфические гистохимические реакции на гемицеллюлозу, целлюлозу, пектин и лигнин не выявили в данной зоне ни одного из перечисленных типичных компонентов клеточных стенок. Резким контрастом этому являлась положительная реакция на целлюлозу и пектин в наружных слоях оболочек. В то же время микрофибриллы, входящие в состав перламутровых утолщений, хорошо окрашивались уранилацетатом и цитратом свинца. Внешне они очень походили на дегенерированный мембранный материал. Исследования показали, что данные образования происходят из диктиосом комплекса Гольджи. Их источником могла быть и плазмалемма: ее выпячивания в сторону перламутрового утолщения также давали начало везикулярным структурам, которые накапливались снаружи от цитоплазматической мембраны. Было высказано мнение, что перламутровые слои оболочек у папоротников не являются оболочкой в традиционном смысле, а представляют собой экстрацитоплазматическую зону, состоящую в основном из разрушенного мембранного материала.

Клеточные оболочки обычно классифицируют как первичные и вторичные. Согласно Cronshaw (1974), термин «первичная оболочка» используется для обозначения оболочки, которая первой формируется вокруг развивающейся клетки и окружает протопласт в процессе увеличения его объема, т. е. она должна быть способна деформироваться, по мере того как клетка увеличивает свою поверхность. Термин «вторичная оболочка» употребляется для слоев оболочки, которые закладываются после того, как увеличение поверхности клетки замедляется.

В случае ситовидных элементов употребление термина «вторичная оболочка» до сих пор остается спорным. Так, оболочки ситовидных элементов иногда описывают как первичные, не имеющие вторичного утолщения (Яценко-Хмелевский, 1961; Fahn, 1974). Подчеркивается, что они могут достигать значительной толщины, причем завершение утолщения оболочки обычно совпадает с последними стадиями дифференциации ситовидного элемента. Ряд исследователей придерживаются в этом вопросе формулировки, предложенной К. Esau (1969): оболочки ситовидных элементов считаются первичными, если они лишены перламутровых утолщений. В работе L. B. Abbe и A. S. Crafts (1939) утолщенные оболочки ситовидных клеток некоторых хвойных описываются как истинные вторичные оболочки. Другие исследователи более осторожны в своих оценках. Так, Evert и Eichhorn (1976) указывают, что, хотя оболочки ситовидных элементов вторичной флоэмы обычно описывают как первичные, некоторые перламутровые оболочки соответствуют описанию вторичных оболочек. По мнению L. M. Srivastava (1969), перламутровые оболочки и вторичные оболочки, возможно, представляют собой одно и то же. К тому же склоняется и Cronshaw (1974).

Несмотря на давний интерес специалистов к утолщенным внутренним слоям оболочек ситовидных элементов, только в 5 ультраструктурных исследованиях они рассматриваются особо (Chafe, Doohan, 1972; Srivastava, 1969 — *Pinus strobus*; Behnke, 1971 — два вида двудольных; Cronshaw, 1974 — 6 видов двудольных и однодольных; Evert, Eichhorn, 1976 — 4 вида папоротников).

Результаты исследований Cronshaw (1974) показали, что у всех изученных им видов двудольных и однодольных растений перламутровые оболочки ситовидных элементов состояли из довольно однородного слоя преимущественно поперечно ориентированных микрофибрилл, за исключением самого внутреннего очень узкого

слоя, который был намного более электронно-плотным и показывал полосатую исчерченность на косых срезах. Evert и Eichhorn (1976) отмечали присутствие такой внутренней зоны перламутровых утолщений во всех зрелых ситовидных элементах папоротников. Эти авторы также подчеркивали, что с увеличением возраста ситовидного элемента перламутровый слой постепенно уменьшается в толщину и в конечном счете исчезает, за исключением внутреннего плотного слоя.

Детальное исследование ситовидных элементов *Pinus strobus* было выполнено Srivastava (1969) и S. C. Chafe и M. E. Doohan (1972).

Srivastava описал вторичные оболочки ситовидных элементов как толстые и многослойные, причем здесь имело место четкое чередование достаточно широких слоев (ламелл) с высоким содержанием целлюлозы и бедных целлюлозой. Ламеллы состояли из 2 перекрещивающихся комплексов параллельных микрофибрилл, которые были расположены под углом одновременно к горизонтальной и вертикальной оси клетки и поэтому лежали не в плоскости ламеллы, а под углом к ней. Chafe и Doohan были не согласны с такой интерпретацией данных и описали утолщенные оболочки ситовидных клеток как состоящие из чередующихся ламелл, в которых микрофибриллы располагались почти параллельно плоскости оболочки или описывали крутые спирали вокруг клетки. Хотя имели место существенные вариации в ориентации микрофибрилл как в пределах одной оболочки, так и между оболочками, эти авторы пришли к выводу, что угол наклона микрофибрилл от вертикальной оси клетки составляет 50—60° и более. Cronshaw (1974) считает, что структура оболочек, предложенная этими авторами, более приемлема, поскольку она имеет сходство со структурой оболочек других типов клеток, таких как флоэмные волокна, трахеиды и древесные волокна.

Обобщая представленные в настоящем обзоре данные можно заключить, что в отношении структурной организации и функционального значения перламутровых оболочек остается еще много нерешенных вопросов. Для ответа на некоторые из них мы провели электронно-микроскопическое исследование проводящей флоэмы 3 видов древесных растений, которые по результатам предварительного светооптического анализа существенно различались между собой по строению оболочек ситовидных элементов.

Материал и методика

Материалом для микроскопических исследований служила флоэмная часть коры сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., или европейской *Picea abies* (L.) Karst. и березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. Время взятия образцов — конец марта. Возраст растений — 50—70 лет. Образцы коры брали на высоте 1.3 м от земли. Применяли два способа фиксации.

Первый способ: а) фиксация 3%-ным глутаровым альдегидом на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4) с добавлением сахарозы (2.5%) — 6 ч, б) постфиксация 2%-ным раствором четырехокиси осмия на 0.1 М фосфатном буфере (pH 8.0) с сахарозой — 18 ч.

Второй способ: а) фиксация глутаральдегидом — 6 ч, б) инкубация в ДМС (1%-ный раствор) — 17 ч, в) постфиксация четырехокисью осмия — 11 ч. Для лучшего выявления целлюлозной структуры оболочек использовали диметилсульфоксид (ДМС) — соединение, заменяющее действие ферментов пектиназы и гемицеллюлозы и экстрагирующее из оболочки вещества матрикса (Roland, 1978).

Фиксированные сегменты коры обезживали в спиртах и ацетоне и заключали в эпон-812. Срезы, полученные на ультратомах LKB-III и LKB-IV, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Просмотр и фотографирование препаратов осуществляли в световом микроскопе NU-2E и электронном микроскопе ПЭМ-100.

Известно, что при обычных сроках фиксации материала (4—6 ч) клеточная оболочка не присоединяет к себе осмий, вследствие чего на электронных микрофотографиях она, как и зерна крахмала, остается белой. Как видно из приведенных

методик, мы значительно удлиними сроки выдерживания образцов в четырехокиси осмия. В результате оболочки на ультратонких срезах окрашивались достаточно интенсивно, а крахмальные зерна выглядели абсолютно черными.

Результаты

Изучение поперечных светооптических срезов показало, что у сосны и ели оболочки ситовидных элементов значительно толще, чем у березы (табл. I, 1—3). При сравнении хвойных пород видно, что оболочки ситовидных клеток сосны заметно толще, чем ели; у ели оболочки имеют более темную окраску, у сосны для многих из них характерно прозрачное содержимое, ограниченное темным контуром.

Анализ электронных микрофотографий срезов из зоны флэмы березы (см. рисунок, 1, 2) свидетельствует о том, что тонкие оболочки ее ситовидных трубок по структуре и насыщенности окраски полностью соответствуют клеточным стенкам паренхимных элементов. Существенные отличия наблюдаются лишь в области ситовидных полей, где у члеников ситовидных трубок сконцентрированы многочисленные поры, окаймленные отложениями каллозы (см. рисунок, 1).

Флоэмные клетки березы имеют тонкие первичные оболочки обычного строения, разделенные между собой межклеточным веществом или срединной пластинкой. Срединная пластинка состоит в основном из аморфных пектиновых веществ и на представленных рисунках имеет вид темной полосы между первичными оболочками. Межклеточное вещество особенно хорошо заметно в зонах контакта нескольких клеток (см. рисунок, 2).

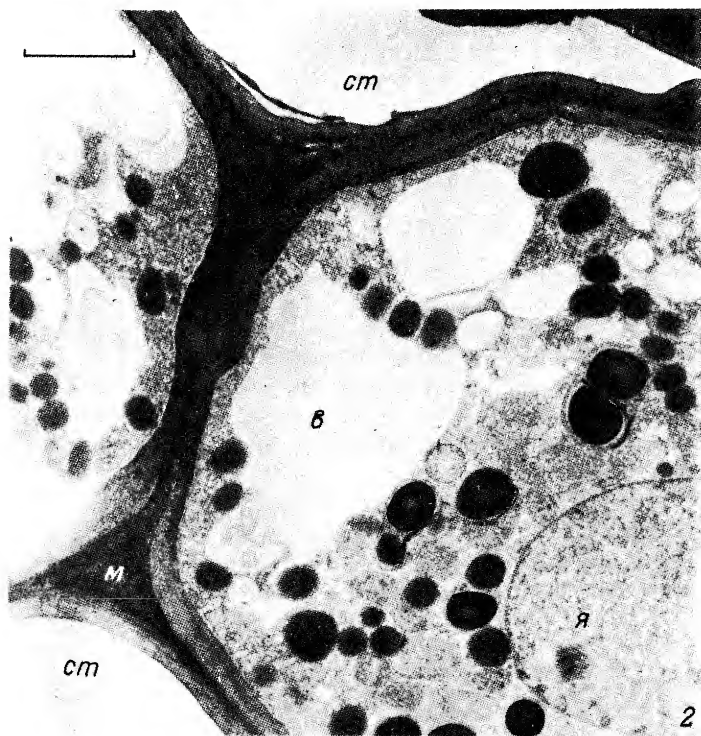
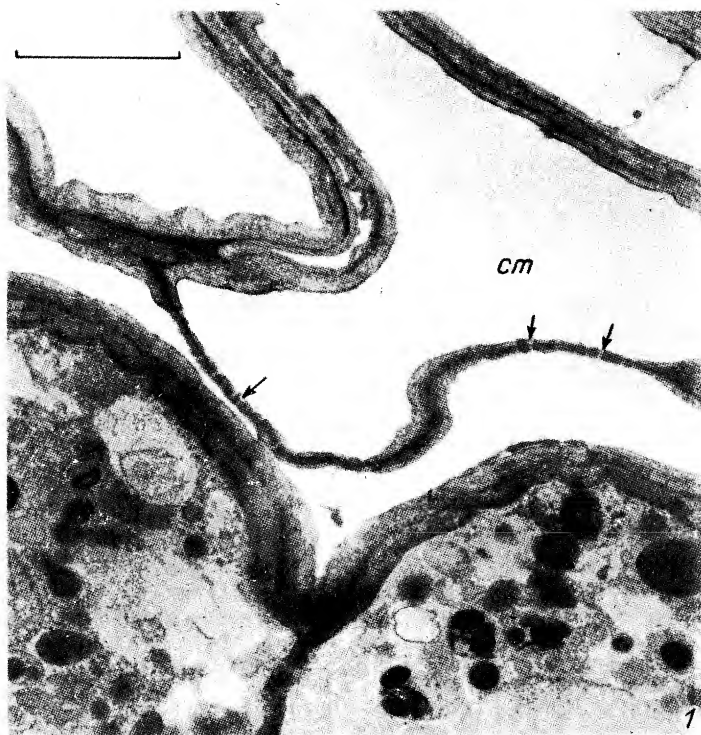
Электронные микрофотографии оболочек клеток флэмы сосны и ели представлены в табл. II. Обращает на себя внимание, что и в том и в другом случае оболочки ситовидных клеток намного толще оболочек паренхимных клеток. Характерной особенностью оболочек ситовидных клеток является очень извилистый внутренний контур. В таких оболочках можно выделить несколько слоев: 1) узкая темная полоса, граничащая с полостью клетки; 2) примыкающий к ней достаточно широкий слой, имеющий явное ламеллярное строение; 3) средний более светлый или иногда почти прозрачный слой; 4) наружный темный слой. Последний представляет собой первичную оболочку (ее темная окраска, очевидно, свидетельствует о высоком содержании целлюлозы и пектиновых веществ). Внутренние слои — это перламутровая оболочка ситовидных элементов.

В некоторых клетках перламутровые утолщения оболочек сильно разрастаются и занимают значительную часть полости клетки (табл. II, 3). В данном случае внутренний объем утолщения нередко выглядит электронно-прозрачным. Однако при больших увеличениях, особенно при использовании фиксации с ДМС, видно, что здесь в дисперсном состоянии находится фибриллярный материал (табл. II, 4, 5).

Не у всех ситовидных клеток есть перламутровые оболочки (табл. II, 4), в некоторых клетках оболочки остаются первичными. Не обязательно все клеточные стенки имеют перламутровые утолщения. Так, клеточные оболочки в зоне ситовидных полей лишены перламутровых утолщений и остаются первичными (табл. II, 3). Однако общая толщина клеточных стенок в этих зонах довольно значительная из-за отложений каллозы.

Следует отметить, что наличие темной электронно-плотной полосы на внутренней границе перламутровых оболочек отмечается почти всеми изучавшими их авторами. Исходя из того что она хорошо окрашивается обычными электронными красителями, D. G. Spanner и R. L. Jones (1970) предположили, что здесь имеют место выпячивания плазмалеммы в оболочку, формирующие микроворсинки наподобие тех, которые есть у некоторых животных клеток.

Большой интерес представляет ламеллярный слой перламутровых оболочек. В плоскости поперечного сечения хорошо видно, что он довольно неоднороден по плотности упаковки микрофибрилл и по их ориентации относительно длинной оси клетки. Максимальная компактность слоя наблюдается со стороны полости ситовид-



Проводящая флоэма березы.

1 — фрагменты ситовидных трубок, видны отложения каллозы (стрелки) на порах ситовидной перегородки; 2 — зона контакта клеток вертикальной паренхимы и ситовидных трубок. в — вакуоль, м — межклетник, я — ядро. Масштабная линейка: 1 — 2 мкм; 2 — 3 мкм.

ного элемента, по мере удаления от плазмалеммы он постепенно становится все менее плотным и наконец приобретает довольно рыхлое строение (табл. II, 4). Наличие в слое длиноволокнистых, палочковидных и точкообразных структур свидетельствует о разной ориентации микрофибрилл целлюлозы. В первом случае они, очевидно, располагаются под большим углом к вертикальной оси клетки, образуя очень крутую спираль. Два других варианта свидетельствуют о том, что угол наклона микрофибрилл к оси здесь небольшой и они образуют пологую спираль. Ламеллы с разной ориентацией фибриллярного материала располагаются в слое поочередно, а его общая компактность, по-видимому, достигается за счет того, что микрофибриллы целлюлозы соседних ламелл переходят из одной ламеллы в другую и сцепляются между собой.

В зонах с сильными «вздутиями» перламутровой оболочки большую часть ее объема занимает дисперсный фибриллярный материал (табл. II, 4). Содержимое оболочки здесь, очевидно, представлено так называемой целлюлозной слизью. По данным А. Фрей-Вислинга и К. Мюлеталера (1968), в ее состав входит значительное количество галактуроновой кислоты, отличающейся ярко выраженной способностью к гидратации.

В онтогенезе ситовидных элементов перламутровые оболочки претерпевают значительные изменения. Эти изменения в первую очередь связаны с постепенным сужением и исчезновением электронно-прозрачных зон. При этом имеющийся в них дисперсный фибриллярный материал уплотняется, из него образуются новые ламеллы целлюлозы. В местах крупных вздутий оболочек в случае исчезновения дисперсной зоны происходит сближение противоположных ламеллярных слоев, разделенных ранее целлюлозной слизью. В центре между ними начинается образование узкого темного разделительного слоя, очевидно, выполняющего роль срединной пластинки (табл. II, 5).

Сравнение перламутровых оболочек сосны и ели показало, что они имеют сходное строение. В то же время оболочки ели зачастую выглядят более плотными, поскольку у них при хорошо развитом ламеллярном слое толщина дисперсного слоя перламутровой оболочки меньше. В некоторых ситовидных клетках ели перламутровые оболочки накапливают большое количество фибриллярного материала и на определенном этапе развития приобретают явное сходство с типичными вторичными оболочками (табл. II, 6).

Обсуждение

Имеющиеся в литературе сведения по перламутровым оболочкам ситовидных элементов флоэмы древесных растений в основном касаются уже сформированных структур (Srivastava, 1969; Chafe, Doohan, 1972). Механизм их образования изучен недостаточно. В то же время полученные нами данные свидетельствуют о том, что процесс отложения слоев перламутровых оболочек в ситовидных клетках изученных видов хвойных характеризуется существенными особенностями.

Как известно, обычно отложение последовательных слоев оболочки происходит со стороны плазмалеммы, через которую из протопласта поступают все необходимые исходные материалы. Так, развитие вторичной оболочки осуществляется в результате отложения на внутренней поверхности первичной оболочки последовательных слоев, в составе которых доминируют микрофибриллы целлюлозы (Гамалей, 1972).

В рассматриваемом нами случае можно предположить иной характер отложения внутренних слоев клеточной стенки. Очевидно, здесь, так же как было описано для папоротников (Evert, Eichhorn, 1976), между первичной оболочкой и плазмалеммой формируется объемная экстрацитоплазматическая зона, куда из протопласта ситовидного элемента поступают материалы, необходимые для строительства оболочки. Однако в отличие от папоротников, где фибриллярный материал представляет собой обрывки мембран и остается в дисперсном состоянии, в перламутровых оболочках сосны и ели дисперсная фракция образована микрофибриллами целлюлозы, впоследствии формирующими ламеллы. Распределение плотности ламеллярных структур

свидетельствует о том, что отложение ламелл происходит со стороны слоя целлюлозной слизи по направлению к плазмалемме. Наряду с этим некоторое количество фибриллярного материала скапливается вдоль первичной оболочки.

Предложенный взгляд на формирование перламутровой оболочки согласуется с точкой зрения Даниловой и Телеповой (1981), согласно которой перламутровые утолщения представляют собой запас материала клеточной стенки, используемый в процессе жизнедеятельности ситовидного элемента. В то же время указанные авторы считают, что его формирование может происходить лишь в связи с активностью комплекса Гольджи, т. е. до начала дегенеративных изменений цитоплазмы. Затем в ходе растяжения клетки этот запас расходуется и перламутровый слой уменьшается в толщину или исчезает совсем. Наши данные свидетельствуют о том, что расширения и вздутия перламутровой оболочки часто в наибольшей степени проявляются ближе к периферическим слоям проводящей флоэмы, т. е. там, где дифференциация и увеличение размеров ситовидных элементов уже давно и полностью завершены.

Несомненно, развитие перламутровых оболочек в проводящих элементах флоэмы так или иначе должно быть связано с транспортом ассимилятов. Как известно, структурная специализация ситовидных элементов свидетельствует о симпластическом, преимущественно продольном транспорте по ним веществ на большие расстояния. С другой стороны, ближний транспорт, определяющий латеральное перераспределение ассимилятов, а следовательно, и загрузку/разгрузку флоэмы, может осуществляться как по симпласту, так и по апопласту (Гамалей, 1990). В рассматриваемом нами примере значительное увеличение объема экстрацитоплазматического пространства при формировании перламутровых оболочек во вторичной флоэме сосны и ели указывает на то, что в данном случае апопластический транспорт, очевидно, играет исключительно важную роль в латеральном перемещении веществ. Подтверждение этому можно найти на микрофотографиях (табл. II, 1, 2, 6), где представлены фрагменты перламутровых утолщений оболочек ситовидных клеток в зонах их контакта с клетками паренхимы. Обращают на себя внимание особенности ультраструктуры периферических слоев цитоплазмы паренхимных клеток. Так, складчатый контур их плазмалеммы (табл. II, 1, 2), наличие хорошо различимой экстрацитоплазматической зоны между плазмалеммой и первичной оболочкой (табл. II, 2, 6), сильное развитие элементов агранулярного эндоплазматического ретикулаума вдоль клеточной стенки (табл. II, 2) свидетельствуют об активных обменных процессах через оболочки смежных клеток. Как указывалось ранее, образцы коры для исследования были нами взяты в последних числах марта. В условиях Карелии в это время идет подготовка растений к новому вегетационному периоду. Особое значение в такой подготовке имеет ультраструктурная перестройка флоэмы, связанная с необходимостью «перекачки» в крону запасенных в корнях и стволе метаболитов. На представленных рисунках, по-видимому, нашли отражение начальные стадии этих процессов.

При сопоставлении структурных особенностей проводящей флоэмы изучаемых древесных растений мы обратили внимание на следующий факт. Ситовидные трубки березы имеют тонкие первичные оболочки. По сравнению с ней у ели и сосны оболочки ситовидных клеток за счет перламутровых утолщений занимают во флоэме значительно больший объем. Причем у сосны вздутия перламутровых оболочек намного крупнее и встречаются чаще, чем у ели. В отношении количества паренхимных клеток картина прямо противоположная (табл. I, 1—3). У березы ситовидные трубки представлены на фоне многорядных сердцевинных лучей и обильной вертикальной паренхимы. Кроме того, каждая из ситовидных трубок имеет сопровождающую клетку. У сосны и ели сердцевинные лучи однорядные, число клеток вертикальной паренхимы незначительно, сопровождающих клеток во флоэме нет. У сосны на единицу площади поперечного сечения приходится меньше клеток вертикальной паренхимы, чем у ели.

Известно, что при функционировании флоэмы ситовидные и паренхимные элементы работают в тесном контакте. Согласно А. Л. Курсанову (1976), механизм их

взаимодействия заключается в следующем. Концентрация сахарозы, которая представляет собой основную составляющую флоэмных эксудатов большинства растений, поддерживается в русле далекого транспорта на определенном уровне. Это достигается за счет различных регуляторных механизмов. Самым лабильным из них является отложение и мобилизация крахмала в амилопластах ситовидных элементов. Поскольку функции амилопластов обычно бывает недостаточно, она дополняется латеральным выходом сахарозы в паренхимные клетки лептома. Здесь сахароза превращается в крахмал или компартиментируется в вакуоли под защитой тонопласта. Этот резерв находится в состоянии обменного равновесия с сахарозой, движущейся по ситовидным элементам. Размер радиального выхода сахарозы определяется, с одной стороны, активностью потребляющих меристем, с другой — тем, что флоэма в определенный период времени может выполнять функцию запасующей ткани, т. е. в системе целого растения выступает в роли акцептора ассимилятов. Последнее в наиболее ярком виде проявляется при осеннем оттоке сахаров из кроны в ствол, а затем в корни древесного растения. Существуют 2 типа латеральных отвлечений — обратимое и необратимое. В первом случае ассимиляты образуют промежуточный запас в клетках лептома, откуда легко обмениваются с содержимым ситовидных элементов. Во втором — они используются окружающими тканями.

Принимая во внимание основную функцию паренхимных клеток проводящей флоэмы можно предположить, что при их относительно небольшом количестве должен подключаться какой-то дополнительный механизм запасаания ассимилятов. По нашему мнению, функцию запасаания транспортируемых по флоэме веществ наряду с клетками паренхимы могут выполнять объемные разрастания перламутровых оболочек, занимающие иногда значительную часть полости ситовидных клеток. Следует подчеркнуть, что в данном случае речь идет как о лабильном запасаании сахарозы, когда при соответствующих условиях она может быть снова вовлечена в русло далекого транспорта, так и о ее превращении в структурные компоненты клеточных стенок.

Накопление сахарозы в апопластном пространстве вполне вероятно: ее перенос через плазмалемму может осуществляться благодаря наличию в проводящих тканях специализированной системы мембранного транспорта (Курсанов, 1976). Кроме того, это должно быть выгодно с энергетической точки зрения: во-первых, лабильный резерв сахарозы сохраняется в непосредственной близости от русла ее движения; во-вторых, не требуются затраты энергии на ее превращение в крахмал или дополнительную транспортировку под защиту тонопласта, как это происходит в паренхимных клетках.

Известно, что сахароза и продукты ее расщепления являются метаболическими предшественниками углеводных структурных компонентов клетки, в том числе целлюлозы. Формирование целлюлозы происходит с участием определенных ферментных комплексов. Как указывают Данилова и Телепова (Danilova, Telepova, 1978), эти комплексы обычно связаны с плазмалеммой, но могут быть секретированы и внутрь оболочек. В секретировании энзимов принимает участие эндоплазматический ретикулум ситовидных элементов.

Таким образом, при накоплении в полости перламутровой оболочки значительных количеств транспортной сахарозы часть ее может выводиться из обмена и использоваться на образование структурных компонентов клеточной стенки самого ситовидного элемента. С этих позиций легко поддается объяснению формирование толстых целлюлозных перламутровых оболочек в ситовидных клетках сосны и ели и их отсутствие в ситовидных трубках березы. У последней сахароза накапливается и метаболизируется в многочисленных паренхимных клетках проводящей флоэмы. Когда в проводящих тканях березы все-таки скапливается избыток сахарозы (например, при нарушении транспорта веществ в результате перерезания флоэмы), также подключается механизм ее утилизации путем наращивания толщины оболочек и паренхимные клетки превращаются в толстостенные склериды (Новицкая, 1998).

Предложенная точка зрения позволяет высказать ряд предположений. Первое из них заключается в том, что ситовидные клетки видов, характеризующихся достаточно высокой степенью паренхиматизации флоэмы, будут лишены перламутровых оболочек, тогда как у видов с относительно слабым развитием паренхимы объем, занимаемый во флоэме утолщенными перламутровыми оболочками, будет коррелировать с количеством имеющихся здесь паренхимных клеток. Особенности строения вторичной флоэмы представленных в данной статье 3 видов древесных растений подтверждают данный вывод.

С тех же позиций можно объяснить разную степень развития перламутровых оболочек в разных ситовидных клетках проводящей флоэмы, а также факт их наличия или отсутствия во флоэме разных частей растения. Первое, по-видимому, связано с местоположением ситовидного элемента относительно клеток запасающей паренхимы, второе — с активностью ростовых процессов, т. е. интенсивностью потребления ассимилятов или, наоборот, их запасанием в данном органе или его части.

Нельзя не остановиться и на таком вопросе, как различия в имеющихся описаниях структуры перламутровых оболочек высших растений. По-видимому, одна из причин этих различий связана с тем, что фиксация образцов была произведена на разных стадиях онтогенеза перламутровых оболочек данной зоны флоэмы. Особенно это касается наличия слоя целлюлозной слизи. Другая причина заключается в том, что образцы исследовались при разном увеличении. Так, относительная гомогенность состава, отмеченная Cronshaw (1974) для перламутровых оболочек видов двудольных и однодольных растений, или явно выраженное чередование целлюлозных слоев с разным углом наклона микрофибрилл, характерное для хвойных (Srivastava, 1969; Chafe, Doohan, 1972), возможно, объясняется тем, что во втором случае исследования проводили при значительно большем увеличении.

Заключение

Проведенные исследования позволяют высказать следующие основные положения. Перламутровые оболочки изученных видов хвойных обладают определенным сходством с типичными вторичными оболочками растительных клеток. И те и другие развиваются как новые слои в процессе дифференциации клеток, они богаты целлюлозой, гетерогенны по строению. Важной отличительной особенностью перламутровых оболочек является то, что изначально они, по-видимому, формируются как обширная экстрацитоплазматическая зона, заполняемая целлюлозной слизью. Находящиеся здесь в дисперсном состоянии микрофибриллы целлюлозы представляют собой строительный материал, из которого образуются ламеллярные структуры, формирующие собственно оболочку. Наслоение ламелл друг на друга и постепенное их уплотнение происходит по направлению от дисперсной фракции к плазмалемме. Таким образом, перламутровые оболочки можно рассматривать как особый тип вторичных оболочек со специфическим отложением слоев целлюлозных микрофибрилл.

В функциональном отношении перламутровые оболочки играют во флоэме исключительно важную роль. Фактически они дополняют функцию вакуолей паренхимных клеток проводящей флоэмы, представляя собой большие емкости, в которых накапливается лабильный резерв транспортной сахарозы. При этом избыток сахарозы метаболизируется с образованием структурных компонентов самой перламутровой оболочки. Исходя из этой роли перламутровых оболочек, можно предположить, что они формируются у тех видов, у которых флоэма характеризуется относительно низким процентным содержанием паренхимы. Кроме того, в пределах одного растения наличие или отсутствие в первичной и вторичной флоэме ситовидных элементов с перламутровыми оболочками, вероятно, связано с аттрагирующей способностью окружающих клеток и тканей.

- Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л., 1972. 144 с.
- Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1081—1098.
- Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.
- Данилова М. Ф., Теленова М. Н. Дифференциация ситовидных элементов прото- и мета-флоэмы в корне *Hordeum vulgare* (Poaceae) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 169—178.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.
- Новицкая Л. Л. Модели склерификации тканей коры *Betula pendula* (Betulaceae) в природе и в эксперименте // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 61—72.
- Фрей-Вислинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М., 1968. 453 с.
- Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М., 1961. 282 с.
- Abbe L. B., Crafts A. S. Phloem of white pine and other coniferous species // Bot. Haz. 1939. Vol. 100. P. 695—722.
- Behnke H.-D. Über den Feinbau verdickter (nacre) Wände und der Plestiden in den Siebröhren von *Annoma* und *Myristica* // Protoplasma. 1971. Vol. 72. N 1. P. 69—78.
- Chafe S. C., Doohan M. E. Observations on the ultrastructure of the thickened sieve cell wall in *Pinus strobus* L. // Protoplasma. 1972. Vol. 75. N 1. P. 67—78.
- Cronshaw J. Sieve element cell walls // Phloem transport. New York; London, 1974. P. 129—147.
- Danilova M. F., Telepova M. N. Differentiation of protophloem sieve elements in seedling roots of *Hordeum vulgare* // Phytomorphology. 1978. Vol. 28. N 4. P. 418—431.
- Esau K. The phloem // Handbuch der Pflanzenanatomie. Histologie. Berlin; Stuttgart, 1969. Vol. 5. Pt 2. P. 1—505.
- Esau K., Cheadle V. A. Wall thickening in sieve elements // Proc. natn. Acad. Sci. U. S. A. 1958. Vol. 44. P. 546—553.
- Evert R. F., Eichhorn S. E. Sieve-element ultrastructure in *Platyserium bifurcatum* and some other polypodiaceous ferns: the nacreous wall thickening and maturation of the protoplast // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. N 1. P. 30—48.
- Fahn A. Plant anatomy. Braunschweig, 1974. 611 p.
- Hebant C. Observations sur le phloeme de quelques filicinees tropicales. Naturalia monspel. // Serie Bot. 1969. Vol. 20. P. 135—196.
- Roland J.-C. General preparation and staining of thin sections // Electron microscopy and cytochemistry of plant cells. Amsterdam; New York; Oxford, 1978. P. 1—62.
- Spanner D. G., Jones R. L. The sieve tube wall and its relation to translocation // Planta. 1970. Vol. 92. N 1. P. 64—72.
- Srivastava L. M. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. III. The secondary walls of the sieve elements of *Pinus strobus* // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56. N 3. P. 354—361.
- Srivastava L. M., O'Brien T. P. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. II. Secondary phloem of *Pinus strobus* L. // Protoplasma. 1966. Vol. 61. N 2. P. 277—293.

Институт леса

Карельского научного центра РАН

Петрозаводск

Получено 16 IX 1997

SUMMARY

Comparative electron microscopic analysis of sieve element cell walls in conducting phloem of *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris* and *Picea abies* has been performed. It has been shown that sieve tubes of birch have typical primary walls unlike those of investigated coniferous species which have nacreous thickenings. The conclusion has made that such thickenings are the special type of secondary walls with a specific depositions of cellulose microfibril layers. It has been suggested that the nacreous walls take part in the regulation of phloem transport being a reservoir for a labile reserve of saccharose. Based on this suggestion the taxonospecificity of nacreous walls in sieve elements of different species and the diversity of their development in sieve elements of different parts of the same plant are explained.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (268.42)

© Р. М. Гогорев, И. В. Макарова

РОД *CHAETOCEROS* (BACILLARIOPHYTA) В БЕЛОМ МОРЕR. M. GOGOREV, I. V. MAKAROVA. THE GENUS *CHAETOCEROS* (BACILLARIOPHYTA) IN THE WHITE SEA

Изучены сезонная динамика и комплексы доминирующих видов рода *Chaetoceros* в двух прибрежных районах Белого моря. Обнаружено 29 видов (31 вместе с внутривидовыми таксонами). Из них 11 видов были изучены при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Прослежена сезонная смена и динамика численности видов. Максимальное видовое разнообразие в обоих районах приблизительно одинаковое и приурочено к летнему периоду. По количественному развитию видов *Chaetoceros* эти районы резко различаются.

Ключевые слова: видовое разнообразие, фитопланктон, *Chaetoceros*, Белое море, сезонная динамика, численность, комплексы доминирующих видов.

Первые сведения о фитопланктоне Белого моря относятся к началу текущего столетия (Levander, 1915—1916). Позднее значительный вклад в изучение видового состава фитопланктона, его экологических характеристик и пространственного распределения по акватории моря внес И. А. Киселев (1925, 1939, 1957). С 1960-х годов исследователи помимо описания видового состава фитопланктона стали изучать его количественное развитие, численность, биомассу, продукцию, сезонную и суточную динамику, вертикальное распределение, а также комплексы доминирующих видов фитопланктона. Большинство работ в основном посвящены изучению фитопланктона в отдельных районах, губах или заливах Белого моря (Бондарчук, 1963; Федоров, 1969, 1970а, б; Кокин и др., 1970; Житина, 1971; Кольцова, 1971; Конопля, 1971, 1973, 1974; Голикова и др., 1972; Федоров, Кольцова, 1973; Хлебович, 1974; Федоров и др., 1975, 1980, 1982, 1988; Федоров, Бобров, 1977; Легович, 1981; Галкина и др., 1988; Житина, Михайловский, 1990; Лихачева, 1991; Макаревич и др., 1991; Сарухан-Бек и др., 1991; Гогорев, 1995). Исследованиями Л. С. Житиной (1981а, б) и О. М. Сергеевой (1991) по выявлению видового состава и пространственного распределения фитопланктона охвачен Бассейн Белого моря в целом. Кроме того, Г. И. Семиной и О. М. Сергеевой (1983) проведена ревизия планктонной флоры Белого моря и составлены биогеографические характеристики найденных видов.

Род *Chaetoceros* Ehr., занимающий в морском планктоне одно из основных мест по числу видов, в Белом море относится к ведущим и представлен 38 видами, что составляет более четверти планктонной флоры. Его виды всегда изучали в общем составе фитопланктона, и специальные таксономические исследования по этому роду не проводились. Наиболее полно род *Chaetoceros* представлен в работах И. А. Киселева (1925 — 23 вида, 1939 — 16, 1957 — 16), М. И. Гостиловской (1948 — 12), К. А. Кокина с соавт. (1970 — 20), Т. И. Кольцовой (1971 — 23), Т. В. Хлебович (1974 — 22), Л. С. Житиной (1981 — 29), Г. И. Семиной, О. М. Сергеевой (1983 — 31), Л. С. Житиной, Г. Е. Михайловского (1990 — 20), Н. Е. Лихачевой (1991 — 31), К. К. Сарухан-Бек с соавт. (1991 — 23), О. М. Сергеевой (1991 — 19), Р. М. Гогорева (1995 — 18 видов). Род *Chaetoceros* преобладает и в количественном отношении. В весенний период основной фон численности в некоторых районах определяют *Fragilariopsis oceanica* Cl. и виды *Chaetoceros*, в других районах они уступают по численности видам *Thalassiosira* Cl., *Navicula* Bory и *Nitzschia* Hass. Многими

исследователями было отмечено, что в прибрежных районах летний пик численности определяется развитием комплекса *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. и видов рода *Chaetoceros*, а в открытых частях моря чаще всего только видами *Chaetoceros*. Таким образом, было показано, что род *Chaetoceros* определяет состав и развитие планктонного сообщества в целом.

Цель работы — на основании изучения сезонной динамики и выделения комплексов доминирующих видов *Chaetoceros* в двух различных прибрежных районах Белого моря провести сравнение между ними и выявить их сходство и различия.

Материал и методы

Материалом для настоящего исследования послужили сезонные сборы в губе Чупа Кандалакшского залива (в июне—сентябре 1989 г., в апреле—июне 1994 г.) и в районе Соловецких о-вов Онежского залива (в июне—августе 1992—1995 гг.). Род *Chaetoceros* изучали как в качественных пробах, собранных планктонной сетью диаметром 37 см с размером ячеек газа 70 мкм, так и в количественных пробах, отобранных с помощью 1.0—1.5-литрового батометра с горизонтами 0.5, 5 и 10 м. Методы фиксации и обработки проб для световой микроскопии и литература, использованная для идентификации водорослей, описаны ранее (Гогорев, 1995; Gogorev, Okolodkov, 1996).

Для изучения и точной идентификации видов *Chaetoceros* при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) японской фирмы «JEOL» марки JSM-35С пробы отмывали от фиксатора, а затем под воздействием 10%-го раствора соляной кислоты удаляли нерастворимые соли. Для удаления органики использовали несколько методик: окисление этиловым спиртом, 30%-ным раствором перекиси водорода, сжигание концентрированной серной кислотой. Каждая методика имеет свои недостатки и требует модификации. При окислении спиртом органика удаляется плохо, часто клетки покрыты слизью, которая затрудняет изучение структуры панцирей *Chaetoceros*. При использовании двух других методик цепочки *Chaetoceros* часто распадаются на отдельные клетки, а многие тонкопанцирные виды частично или полностью растворяются или повреждаются.

Подсчет численности клеток *Chaetoceros* в пробах 1989 г. проводили во временных препаратах в световом микроскопе (СМ) МБИ-3, в дальнейшем использовали инвертированный микроскоп Биолам-И.

Результаты и их обсуждение

За период исследований было выявлено 29 видов рода *Chaetoceros*. Некоторые доминирующие и наиболее характерные для фитопланктона виды иллюстрированы оригинальными микрофотографиями (табл. I—IV), что сделано впервые для этого рода из Белого моря.

Губа Чупа

По физико-химическим условиям водной толщи губа Чупа является одним из наиболее характерных районов Кандалакшского залива, и поэтому по ней можно судить о развитии фитопланктона в заливе в целом, а также на большей части Бассейна Белого моря, близкого по своим характеристикам к Кандалакшскому заливу.

Прослежено летнее развитие фитопланктона в 1989 г. и частично весеннее в 1994 г. Всего в губе обнаружено 27 видов *Chaetoceros* (см. таблицу). Выявлены комплексы характерных и доминирующих видов *Chaetoceros*.¹

¹ Характерным считается вид, встречающийся постоянно или часто в планктоне в течение всего вегетационного сезона или его части; доминирующим — вид, численность которого в пробе составляет более 10 % от общей численности фитопланктона.

Численность и экологические условия обитания видов рода *Chaetoceros*, обнаруженных в Белом море

Виды	Экологические условия*		Численность, ** тыс. кл/л										Иллюстра- ции
	температура воды, °C	соленость, PSU	губа Чупа						Соловецкие о-ва				
			весна (апрель— май)	лето		август	осень (сентябрь)	лето					
				июнь	июль			июль	август	июль	август		
<i>C. affinis</i> Laud.	4.7—16.8	20.5—31.4	—	0.1	0.1—5.0	0.2—1.0	—	—	1	—	—	Табл. IV, 1—3	
<i>C. borealis</i> Bail. f. <i>borealis</i>	0.5—15.9	23.5—31.8	+	+	0.1	0.2	0.1—0.2	+	0.5	0.4	—		
<i>C. borealis</i> f. <i>varians</i> Gran	13.8—16.5	25.0—26.5	+	+	+	+	—	—	—	—	—		
<i>C. brevis</i> Schütt	6.8—10.2	30.0	—?	—	—	—	—	—	0.5	—	—	Табл. II, 3	
<i>C. ceratosporus</i> Ostf.	8.1—10.2	28.5—30.0	—?	—	+	+	—	—	+	—	—		
<i>C. compressus</i> Laud.	0.5—18.0	20.5—31.8	+	0.1—3 2	0.5—120 15—83	0.1—19 7.5	+	+	0.5—2	0.4	—		
<i>C. concavicornis</i> Man- gin f. <i>concauicor- nis</i>	5.9—16.8	22.4—27.0	+	0.1	0.5—1	0.1—0.2	0.1—0.2	+	0.5	+	—	Табл. II, 4—8	
<i>C. concavicornis</i> f. <i>vo- lans</i> (Schütt) Hust.	13.3—15.9	25.0—26.5	+	+	+	—	—	—	—	—	—	Табл. II, 9	
<i>C. constrictus</i> Gran	4.7—16.5	20.5—26.5	+	+	+	+	—	—	—	—	—		
<i>C. convolutus</i> Castr.	6.5—15.9	24.5—26.5	+	0.1—0.3	0.1	0.4	0.2	+	+	—	—		
<i>C. crinitus</i> Schütt	0.5—11.0	17.0—30.5	+	—	—	—	—	—	0.5—0.6	—	—		
<i>C. curvisetus</i> Cl.	4.7—18.0	20.5—28.0	—	0.1—0.3	0.5—220 4—85	0.1—68 33	0.4	—	—	0.3	—		
<i>C. danicus</i> Cl.	4.7—15.7	20.5—31.8	—	0.1	+	0.1—3.5	+	—	+	1	—	Табл. IV, 4—9	
<i>C. debilis</i> Cl.	6.5—16.5	25.0—31.4	+	+	+	—?	—	+	0.5—2	+	—	Табл. III, 7—11	
<i>C. decipiens</i> Cl.	4.2—18.0	20.5—27.0	+	0.1—3.5 2.5	0.5—30 3—6	0.1—0.7	0.1—0.4	+	0.5	+	—	Табл. I, 1—7	
<i>C. diadema</i> (Ehr.) Gran	0.5—18.0	20.5—31.4	+	0.6—30.5 15	7—90 34—53	0.1—8 2	0.1	+	0.5	—	—	Табл. I, 8—10; Табл. II, 1, 2	
<i>C. fragilis</i> Meunier	0.5—3.7	23.5—27.0	+	—	—	—	—	—	—	—	—	Табл. IV, 10—12	
<i>C. gracilis</i> Schütt	1.4—3.1	27	+	—	+	—?	—	—	—	—	—		
<i>C. holsaticus</i> Schütt	0.5—6.5	23.5—27.0	+	+	+	—	—	1.5	+	—	—		

Виды	Экологические условия*		Численность, ** тыс. кл/л										Иллюстра- ции
	температура воды, °C	соленость, PSU	губа Чупа						Соловецкие о-ва				
			весна (апрель— май)	лето			осень (сентябрь)	лето					
				июнь	июль	август		июнь	июль	август			
<i>C. ingolfianus</i> Ostf.	14.2—16.5	25.2—26.1	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	Табл. III, 1—6
<i>C. invisibilis</i> Gogo- rev et Makar.	3.1—5.1	25.0—27.0	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>C. karianus</i> Grun.	0.5—3.7	23.5—27.0	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>C. laciniosus</i> Schütt	4.7—16.8	20.5—28.0	—	0.1	$\frac{0.2-50}{6-26}$	$\frac{2-6}{2.5}$	—	—	+	+	0.3	—	
<i>C. radicans</i> Schütt	13.8—16.5	25.0—26.5	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	
<i>C. similis</i> Cl. var. <i>si- milis</i>	6.5—15.9	22.0—31.4	—	0.2	$\frac{0.1-15}{4.5}$	—	—	—	22	0.5—2	—	—	
<i>C. simplex</i> Ostf.	7.8—16.4	24.5—31.8	+	—	+	$\frac{2-13.5}{4}$	—	+	—	+	1	—	Табл. IV, 13—15
<i>C. socialis</i> Laud. var. <i>socialis</i>	0.5—16.4	23.5—27.0	+	+	$\frac{12-67}{27}$	—	—	—	+	—	—	—	
<i>C. subtilis</i> Cl. var. <i>subtilis</i>	6.5—16.8	22.0—27.0	—	—	$\frac{1-19}{4.5}$	—	—	—	3.5	—?	—	—	
<i>C. teres</i> Cl.	5.9—15.9	25.0—26.5	—	0.1	0.2—0.5	—	—	—	+	0.5	—	—	
<i>C. vanheurckii</i> Gran	7.9—11.8	31.2—31.4	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	
<i>C. wighamii</i> Bright.	4.7—16.4	20.5—31.8	+	0.1	$\frac{0.1-90}{49}$	$\frac{0.1-8.5}{3.5}$	—	—	+	2—7	1.5	—	

Примечание. * — приведены диапазоны температуры и солёности, обобщенные по имеющимся для двух районов данным; ** — над чертой — диапазон численности вида, под чертой — средняя численность или ее диапазон в течение месяца; знаком «+» отмечается присутствие вида в планктоне, когда данные по численности отсутствуют.

В апреле—мае 1994 г. температура поверхностного слоя водной толщи постепенно возрастала от 0.5 до 3.7 °C, соленость колебалась от 23.5 до 27.0 PSU. В планктоне губы Чупа с конца апреля приблизительно до середины мая в комплекс характерных видов входили весенние виды — *Chaetoceros holsaticus*, *C. fragilis*, *C. karianus* и *C. socialis*. Они были обнаружены в значительном количестве, однако их численность не превышала 10 % от общей численности весеннего фитопланктона. Виды *C. borealis* f. *borealis*, *C. compressus*, *C. diadema*, практически постоянно присутствующие в планктоне, встречались единично и не на всех станциях. При изучении в СЭМ был обнаружен новый для науки вид *C. invisibilis* Gogorev et Makar. sp. nov. (описание вида находится в печати) с клетками размером 3—7 × 1.6—3 мкм, ранее указанный нами как *C. aff. atlanticus* Cl. (Макарова, Гогорев, 1998). Вследствие малых размеров этот вид не наблюдался нами при просмотре в СМ.

Во второй половине мая после таяния льдов весеннее «цветение» планктона закончилось и численность водорослей резко снизилась. Однако виды *Chaetoceros* встречались в значительном количестве, особенно *C. fragilis* и *C. karianus* на нескольких станциях, но они не входили в состав комплекса доминирующих видов. Важно отметить, что из всех видов *Chaetoceros* только *C. holsaticus* образовывал покоящиеся споры и практически все его клетки содержали споры.

В летний период доминирующий комплекс составляли 8 видов *Chaetoceros*. Одновременно доминировали в планктоне *C. diadema* (с середины июня до конца июля), *C. compressus* (с конца июня до середины августа) и *C. decipiens* (с середины июня до начала июля и в сентябре). Затем к ним добавились (и частично заменили их в комплексе доминантных видов) *C. curvisetus* (с середины июля до сентября), *C. wighamii* (с середины июля до середины августа), *C. socialis* (с середины июля до начала августа) и иногда *C. lacinosus* (с начала до середины августа). При переходе от летнего к осеннему периоду развития совместно с *C. curvisetus* в планктоне доминировал *C. simplex* (с начала августа до начала сентября).

В июне 1989 и 1994 гг. температура воды менялась от 4.7 в начале месяца до 13.3 °C в конце, соленость — соответственно от 20.5 до 26.0 PSU. Фитопланктон в целом характеризовался низкой численностью водорослей, не более 2—4 тыс. кл/л. В это время вегетировали «летние» виды *Chaetoceros*: широко представлен *C. diadema*, в небольшом количестве *C. decipiens* и *C. compressus*, иногда единично *C. curvisetus*, *C. lacinosus*, *C. wighamii*, *C. affinis*, *C. constrictus* и *C. danicus*. От кустовой части к устьевой видовое разнообразие фитопланктона и его общая численность возрастали, а численность *C. diadema* падала.

Начало летнего развития фитопланктона в 1989 г. можно отнести к концу июня, когда отмечено повышение температуры воды и появление в большом количестве летних видов. При возрастании общей численности фитопланктона до 5—40 тыс. кл/л (средняя — 25 тыс. кл/л) в планктоне доминировали *C. diadema*, *C. compressus* и *C. decipiens*. В небольшом количестве встречался *C. curvisetus*, иногда единично *C. lacinosus*, *C. danicus*, *C. similis* var. *similis*, *C. teres*, *C. concavicornis* f. *concavicornis*, *C. concavicornis* f. *volans*, *C. wighamii* и *C. convolutus*.

Доминирование видов *Chaetoceros* сохранялось за некоторым исключением до середины июля, но менялись их количественные показатели. При общей численности фитопланктона 15—150 тыс. кл/л (средняя — 90 тыс. кл/л), при температуре 13.8—15.9 °C и солености 25.0—26.5 PSU в планктоне доминировали *C. diadema* и *C. compressus* (1—30 тыс. кл/л), реже *C. decipiens* (0.5—9.0 тыс. кл/л), иногда *C. curvisetus* (0.5—9 тыс. кл/л). В небольшом количестве и не всегда присутствовали *C. lacinosus*, *C. concavicornis* f. *concavicornis*, *C. subtilis* (не более 1000 кл/л) и *C. affinis* (до 3 тыс. кл/л), единично *C. similis*, *C. concavicornis* f. *volans*, *C. constrictus*, *C. convolutus*, *C. borealis* f. *borealis*, *C. borealis* f. *varians*, *C. debilis*, *C. radicans*, *C. socialis*, *C. teres* и *C. wighamii*.

На вторую половину июля пришелся летний пик развития фитопланктона с доминированием комплекса видов рода *Chaetoceros* и *Skeletonema costatum*. Было отмечено незначительное падение температуры от 16.5 в середине месяца до 14.2 °C

в конце, соленость менялась в пределах 25.2—26.1 PSU. При общей численности фитопланктона 430—1200 тыс. кл/л (средняя — около 900 тыс. кл/л) продолжал доминировать *C. compressus* (33—120 тыс. кл/л), в качестве субдоминанта можно выделить *C. decipiens*. Резко возросла численность *C. curvisetus* (40—220 тыс. кл/л). Численность *C. diadema* оставалась приблизительно постоянной (40—80 тыс. кл/л), однако его процентная доля в планктоне понизилась, поэтому не на всех станциях этот вид входил в число доминирующих. Комплекс доминирующих видов часто дополнялся *C. wighamii* (15—90 тыс. кл/л), необычным для летнего периода видом *C. socialis* и иногда *C. laciniosus* (5—50 тыс. кл/л). Часто встречались *C. similis* (6—15 тыс. кл/л), *C. subtilis* (4—11 тыс. кл/л) и *C. affinis* (до 5 тыс. кл/л, не на всех станциях). Единично отмечены *C. borealis* f. *varians*, *C. constrictus*, *C. debilis*, *C. ingolfianus* и *C. radicans*.

К концу июля численность водорослей довольно сильно снизилась, практически возвратилась к уровню начала июля и не превышала 15—170 тыс. кл/л (средняя — 80 тыс. кл/л). При этом снизилась численность всех видов, но непропорционально. Продолжали доминировать *C. compressus* (3—35 тыс. кл/л) и *C. curvisetus* (3—45 тыс. кл/л), иногда *C. wighamii* (до 20 тыс. кл/л) и *C. socialis* (до 15 тыс. кл/л), в качестве субдоминирующего вида отмечен *C. diadema* (до 7 тыс. кл/л). Довольно часто встречались *C. subtilis* и *C. laciniosus*, единично — *C. borealis* f. *borealis* и *C. convolutus*. Из планктона практически исчез *C. decipiens*.

Летний комплекс видов оставался в планктоне до середины августа, когда несколько возросла температура воды (до 15.3 °C) и соленость (27.5—28.0 PSU). При этом следует отметить, что с конца июля общая численность водорослей снижалась медленно, а на некоторых станциях даже увеличивалась, оставаясь в пределах 20—115 тыс. кл/л (средняя — 75 тыс. кл/л). Виды *Chaetoceros* по-прежнему доминировали, в особенности *C. curvisetus* (10—68 тыс. кл/л). Высокая численность отмечена у *C. compressus* (1.5—19 тыс. кл/л), *C. laciniosus*, *C. wighamii*. В большом количестве вегетировал *C. simplex*, а *C. diadema* был распределен неравномерно: на некоторых станциях он встречался в количестве до 8 тыс. кл/л, на других был представлен единично. Довольно часто встречались *C. danicus* и *C. affinis*, единично — *C. constrictus*, *C. convolutus* и *C. similis*. В это время из планктона исчез *C. socialis*.

Во второй половине августа численность водорослей упала до 2—17 тыс. кл/л (средняя — 7 тыс. кл/л). Многие виды *Chaetoceros* исчезли из планктона, остались только два доминирующих вида: *C. curvisetus* (1—2 тыс. кл/л) и *C. simplex* (до 4 тыс. кл/л). Вновь появился *C. decipiens*. Единично были отмечены *C. diadema*, *C. compressus*, *C. danicus*, *C. wighamii*, *C. concavicornis* f. *concavicornis* и *C. borealis* f. *borealis*.

В сентябре при понижении температуры воды до 10.7 °C и при солености 24.5—25.4 PSU общая численность фитопланктона не превышала 2—18 тыс. кл/л (средняя — 8 тыс. кл/л). Виды *Chaetoceros*, кроме *C. decipiens* на одной станции, более не входили в комплекс доминирующих видов. В небольшом количестве встречались *C. borealis* f. *borealis*, *C. concavicornis* f. *concavicornis* и *C. convolutus*, единично *C. diadema*.

Кроме видов *Chaetoceros* в 1994 г. в весенний комплекс доминирующих видов входили *Fragilariopsis oceanica*, *F. cylindrus* (Grun.) Krieg., *Thalassiosira nordenskiöldii* Cl., *T. gravida* Cl., *T. antarctica* var. *borealis* Fryx., Douc. et Hubb., на некоторых станциях — *Bacterosira bathyomphala* (Cl.) Syvertsen et Hasle, *Pseudo-nitzschia seriata* (Cl.) Perag., *Nitzschia frigida* Grun. В июне 1989 и 1994 гг. на фоне низкой численности фитопланктона доминировал вид *Fragilariopsis oceanica*.

В летний период 1989 г. наиболее массовым видом был *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. (270—790 тыс. кл/л в июле, средняя — 430 тыс. кл/л). Из других диатомовых большую численность имел *Leptocylinthus danicus* Cl. с пиком развития в конце июля (7—50 тыс. кл/л, средняя — 35 тыс. кл/л). Во второй половине августа доминировали *Thalassionema nitzschioides* Grun. (2.5—9 тыс. кл/л) и иногда *Leptocylinthus danicus* (до 4 тыс. кл/л).

Анализ полученных данных позволяет отметить следующее. Весной видовое разнообразие рода *Chaetoceros* было невелико и не превышало 11 видов. При довольно высокой численности некоторых весенних видов *Chaetoceros* ни один из них не входил в комплекс доминирующих видов, а весеннее «цветение» фитопланктона в 1994 г. было вызвано видами других родов. Наибольшее видовое разнообразие *Chaetoceros* проявляется главным образом в летний период, когда встречаются 25 видов (см. таблицу). Сезонную смену видов рода *Chaetoceros* определяет комплекс 8 доминирующих видов, последовательно сменяющих или дополняющих друг друга в планктоне. Максимальные численности видов *Chaetoceros* были отмечены во второй половине июля во время пика численности фитопланктона. Большинство видов *Chaetoceros* присутствует в планктоне, но в небольшом количестве, чаще единично и не на всех станциях.

Соловецкие острова

Район Соловецких о-вов, находящихся в северной части Онежского залива, можно считать типичным по гидрологическим и гидрохимическим характеристикам водной толщи для залива (северной и средней части) и для прилегающей южной части Бассейна Белого моря.

В районе Соловецких о-вов нами изучалось только летнее развитие фитопланктона (в 1992—1995 гг., наиболее полно в 1993 г.), которое начиналось в первой половине июня и продолжалось до конца августа. Численность водорослей менялась плавно в пределах от 50 до 300 тыс. кл/л. За период исследований в планктоне было выявлено 23 вида *Chaetoceros* (см. таблицу), однако ни один из них не имел большой численности и не входил в комплекс доминирующих видов. Интересно отметить, что редкий вид *C. brevis* был идентифицирован при помощи СЭМ и не наблюдался при просмотре в СМ.

В июне средняя температура поверхностного слоя водной толщи была 6.5 °С. В это время при общей численности фитопланктона до 360 тыс. кл/л часто встречались *C. similis*, *C. subtilis* и *C. holsaticus*. Единично отмечены *C. borealis* f. *borealis*, *C. compressus*, *C. concavicornis* f. *concavicornis*, *C. convolutus*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. diadema*, *C. laciniosus*, *C. socialis* и *C. teres*.

В начале июля при температуре воды 6.8 °С общая численность фитопланктона падала до 60 тыс. кл/л. Численность видов *Chaetoceros* была невелика: *C. wighamii* — до 2 тыс. кл/л; *C. similis*, *C. teres*, *C. brevis*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. diadema*, *C. borealis* f. *borealis*, *C. concavicornis* f. *concavicornis* и *C. compressus* — единично. К середине июля вода прогревалась до 7.9 °С, численность фитопланктона возрастала до 110 тыс. кл/л, а численность *C. wighamii* до 4 тыс. кл/л.

Во второй половине июля температура воды оставалась в пределах 8.8—11.8 °С. При увеличении общей численности водорослей до 235 тыс. кл/л численность видов *Chaetoceros* оставалась низкой: *C. wighamii* — до 7 тыс. кл/л; *C. compressus*, *C. debilis* и *C. similis* — до 2 тыс. кл/л. В небольшом количестве вегетировал *C. affinis*, единично были отмечены *C. vanheurckii*, *C. danicus*, *C. diadema* и *C. borealis* f. *borealis*.

До середины августа при температуре воды 7.8—10.9 °С происходило незначительное понижение общей численности фитопланктона до 210 тыс. кл/л. Наиболее часто встречался *C. wighamii*, единично — *C. compressus* и *C. borealis* f. *borealis*. В небольшом количестве вегетировали *C. simplex* и *C. danicus*. Далее до конца августа при средней температуре 9.3 °С общая численность водорослей плавно снижалась до 120 тыс. кл/л. Большинство видов *Chaetoceros* (*C. wighamii*, *C. compressus*, *C. concavicornis* f. *concavicornis*, *C. danicus*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. borealis* f. *borealis*) присутствовали единично и постепенно исчезали из фитопланктона. В незначительном количестве обитали *C. curvisetus* и *C. laciniosus*.

Суммируя полученные результаты, можно отметить, что в районе Соловецких о-вов в летний период видовое разнообразие *Chaetoceros* весьма высоко. Смена видов

от начала летнего периода до конца происходит приблизительно так же, как и в губе Чупа, т. е. «летние» виды вегетируют в планктоне в основном в июне—июле, в июле—августе преобладают летне-осенние виды, а виды, характерные для всего вегетационного периода, единично присутствуют в течение всего лета. Однако виды *Chaetoceros* в этом районе не входят в комплексы доминирующих видов и играют значительно меньшую роль в сезонной динамике общего фитопланктона по сравнению с губой Чупа. Характерной особенностью фитопланктона в районе Соловецких о-вов является низкое количественное обилие видов рода *Chaetoceros* в течение всего летнего периода.

При сравнении полученных данных по развитию видов *Chaetoceros* в двух исследованных районах выявлено, что видовое разнообразие *Chaetoceros* в губе Чупа и в районе Соловецких о-вов практически одинаковое в летний период. Различие состоит только в присутствии или отсутствии отдельных редких видов, которые даже не каждый год встречаются в данных районах. Главное различие наблюдается в количественном развитии видов *Chaetoceros* в исследованных районах. В губе Чупа 11 видов *Chaetoceros* входят в комплексы доминирующих видов и наряду с некоторыми другими диатомовыми водорослями определяют состав и сезонное развитие планктонного сообщества; их численность особенно высока в летний период. В районе Соловецких о-вов лишь несколько видов *Chaetoceros* достигают значительной численности, при этом они не входят в комплексы доминирующих видов. Это довольно мелкие виды *C. similis*, *C. subtilis*, *C. wighamii*, приуроченные к солоноватым водам. Причины различий в количественном развитии водорослей трудно выявить без комплексных исследований. Однако, исходя из некоторых литературных данных (Мордасова, Вентцель, 1994; Налетова и др., 1994) по распределению хлорофилла «а» и первичной продукции в Белом море, из которых следует, что значения обоих показателей по Кандалакшскому заливу вдвое-втрое превышают таковые по Онежскому заливу, можно утверждать, что при больших глубинах в губе Чупа и в Кандалакшском заливе прозрачность воды и соответственно толщина фотического слоя гораздо больше таковых в районе Соловецких о-вов и Онежском заливе. И это может в большой степени объяснить недостаточность развития фитопланктона в районе Соловецких о-вов. Также значительная динамика вод (приливно-отливное перемешивание и крупные постоянные течения) у Соловецких о-вов затрудняет прогревание поверхностного водного слоя в летний период, что может замедлять или даже прекращать развитие «летних» видов, многие из которых (в том числе и доминирующие) являются видами рода *Chaetoceros*.

Таким образом, при большом сходстве видового состава рода *Chaetoceros* в исследованных районах роль видов этого рода в сезонной динамике общего фитопланктона и их участие в комплексах доминирующих видов резко различаются.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-50812).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарчук Л. Л. Сезонные изменения фитопланктона Великой Салмы Кандалакшского залива // [3-я] Сессия Ученого совета по проблеме «Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии» (12—15 марта 1963 г.). Петрозаводск, 1963. С. 41—42.
- Галкина В. Н., Буряков В. Ю., Рура А. Д. Количественное распределение фито- и бактериопланктона в районе Сонострова в Белом море // Исследование фауны морей. Л., 1988. № 39. С. 40—49.
- Гогорев Р. М. Видовой состав фитопланктона губы Чупа Белого моря // Новости сист. низш. раст. СПб., 1995. Т. 30. С. 7—13.
- Голикова Г. С., Кривоносова Н. М., Медведев В. С., Нагаева Г. А. Диатомовые водоросли во взвеси в северной части Белого моря // Процессы развития и методы исследования прибрежной зоны моря. М., 1972. С. 155—173.

Гостиловская М. И. Фитопланктон Гридинской губы Белого моря // Работы Морской биол. станции Карело-Фин. гос. ун-та. 1948. Вып. 1. С. 93—103.

Житина Л. С. Суточная динамика фитопланктона Белого моря // Экология морских организмов. М., 1971. С. 32—33.

Житина Л. С. Пространственное распределение фитопланктона Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981а. 22 с.

Житина Л. С. Вертикальное распределение фитопланктона в Белом море // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1981б. № 1. С. 63—68.

Житина Л. С., Михайловский Г. Е. Ледовая и планктонная флора Белого моря как объект мониторинга // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. М., 1990. С. 41—49.

Киселев И. А. Фитопланктон Белого моря // Исследования русских морей. 1925. Вып. 2. № 105. 43 с.

Киселев И. А. Фитопланктон Малой Пирью-губы Белого моря как показатель опресняющего влияния реки Умбы // Тр. Гос. гидролог. ин-та. 1939. Вып. 8. № 18. С. 201—216.

Киселев И. А. Особенности распределения фитопланктона в Белом море // Матер. по комплексному изучению Белого моря. М.; Л., 1957. Вып. 1. С. 282—304.

Кокин К. А., Кольцова Т. И., Хлебович Т. В. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 499—509.

Кольцова Т. И. Эколого-флористическое изучение фитопланктона Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 20 с.

Конопля Л. А. Состав и сезонная динамика фитопланктона пролива Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря) // Экология морских организмов. М., 1971. С. 42—43.

Конопля Л. А. Вертикальное распределение фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Океанология. 1973. Т. 13. № 2. С. 314—320.

Конопля Л. А. Сезонные изменения планктона Белого моря и его видовое разнообразие: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 28 с.

Легович Н. А. Фитопланктон Канда-губы Белого моря // Тез. докл. 2-й Респ. конф. по проблеме рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Карелии (24—26 марта 1981 г.). Петрозаводск, 1981. С. 34—35.

Лихачева Н. Б. Видовой состав фитопланктона эстуария реки Нильма (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 95—110.

Макаревич П. Р., Дружков Н. В., Бобров Ю. А. Фитопланктон зоны трансформации баренцево-морских и беломорских водных масс // Там же. 1991. С. 121—126.

Макарова И. В., Гогорев Р. М. Новые виды диатомовых водорослей для Белого моря (Centrophyceae) // Новости сист. низш. раст. СПб., 1998. Т. 32. С. 16—20.

Мордасова Н. В., Вентцель М. В. Особенности распределения фитопигментов и биомассы фитопланктона в Белом море в летний период // Комплексные исследования экосистемы Белого моря. М., 1994. С. 83—92.

Налетова И. А., Сапожников В. В., Метревели М. П. Продукционно-деструкционные процессы в Белом море // Там же. 1994. С. 76—83.

Сарухан-Бек К. К., Радченко И. Г., Кольцова Т. И. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 111—120.

Семина Г. И., Сергеева О. М. Планктонная флора и биогеографическая характеристика фитопланктона Белого моря // Экология и физиология животных и растений Белого моря. М., 1983. С. 3—17.

Сергеева О. М. Распределение фитопланктона в бассейне Белого моря в июле 1972 г. и в августе 1973 г. // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 82—94.

Федоров В. Д. Доминирующие формы фитопланктона Белого моря // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188. № 4. С. 913—916.

Федоров В. Д. Организация сообщества фитопланктонных организмов и сезонные изменения его структуры // Бот. журн. 1970а. Т. 55. № 5. С. 626—637.

Федоров В. Д. Экспериментально-экологическое изучение структуры и функции фитопланктона как сообщества: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1970б. 56 с.

Федоров В. Д., Бобров Ю. А. Сезонные изменения некоторых показателей продуктивности фитопланктона Белого моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1977. № 1. С. 104—112.

Федоров В. Д., Житина Л. С., Корсак М. Н., Белая Т. И. Распределение биомассы и продукции фитопланктона в бассейне Белого моря // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1980. № 11. С. 72—76.

Федоров В. Д., Кольцова Т. И. Экспериментальное исследование относительного обилия видов фитопланктона // Океанология. 1973. Т. 13. № 1. С. 85—94.

Федоров В. Д., Кольцова Т. И., Смирнов Н. А. и др. Экология планктона Белого моря. 1. Фитопланктон // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1988. № 4. С. 25—31.

Федоров В. Д., Конопля Л. А., Кокин К. А. Сезонные изменения видового разнообразия планктона Белого моря // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 3. С. 389—396.

Федоров В. Д., Смирнов Н. А., Кольцова Т. И. Сезонные комплексы фитопланктона Белого моря и анализ индексов сходства // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 5. С. 715—721.

Хлебович Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974. С. 56—64. (Исследования фауны морей. Т. 13).

Gogorev R. M., Okolodkov Yu. B. Species composition of the planktonic and sea-ice algae in the Chukchi Sea and Lavrentiya Bay, the Bering Sea, August 1991 // Bot. J. (St. Petersburg). 1996. Vol. 81. N 5. P. 35—41.

Levander K. M. Zur Kenntnis des Kustenplanktons in Weissen Meere // Meddeland. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Helsingfors, 1915—1916. N 42. S. 150—159.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 X 1997

SUMMARY

Seasonal dynamics and complexes of dominant *Chaetoceros* species were studied in two areas of the White Sea. Twenty-nine species were found (31 together with intraspecific taxa). Eleven of them were studied using scanning electron microscopy. Seasonal changes in species composition and abundance were observed, the two areas differing sharply in the abundance of isolated species of the *Chaetoceros*. The highest species diversity in both areas was found to be nearly equal and was observed in summer.

УДК 582.26:581.4+581.9

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 5

© С. И. Генкал

AULACOSIRA ITALICA, *A. VALIDA*, *A. SUBARCTICA* *И A. VOLGENSIS* SP. NOV. (BACILLARIOPHYTA) В ВОДОЕМАХ РОССИИ

S. I. GENKAL. *AULACOSIRA ITALICA*, *A. VALIDA*, *A. SUBARCTICA* AND *A. VOLGENSIS* SP. NOV.
(BACILLARIOPHYTA) IN WATERBODIES OF RUSSIA

По результатам электронно-микроскопического изучения представителей рода *Aulacosira* (Bacillariophyta) из водоемов России разного типа и географического положения приведены расширенные диагнозы *A. italica*, *A. valida*, *A. subarctica*, а также описание нового для науки вида — *A. volgensis*.

Ключевые слова: *Aulacosira*, Россия, новый вид.

В последней отечественной систематической сводке (Давыдова, Моисеева, 1992) насчитывается 7 видов рода *Aulacosira*, обитающих в пресных водоемах: *A. ambigua* (Grun.) Sim., *A. baicalensis* (K. Mayer) Sim., *A. cataractarum* (Hust.) Sim., *A. distans* (Ehr.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim. и *A. italica* (Kütz.) Sim. Эти виды, за исключением *A. baicalensis* и *A. cataractarum*, широко распространены в пресных водоемах России и нередко входят в группу доминантов планктонных альгоценозов в весенний, летний и осенний периоды (Кузьмин, 1978; Авинская, 1983; Гецен, 1985; Петрова, 1990; Трифонова, 1994; Науменко, 1996, и др.). При определении представителей рода *Aulacosira* альгологи и гидробиологи пользуются широко известными в России систематическими сводками по *Bacillariophyta* (Определитель..., 1951; Давыдова, Моисеева, 1992). Однако зарубежные публикации по-

следних лет и результаты наших собственных исследований в ряде случаев позволяют более точно идентифицировать виды этого рода.

По данным Н. Н. Давыдовой, А. И. Моисеевой (1992), *Aulacosira italica* включает в себя 3 разновидности (var. *italica*, var. *subarctica* (O. Müll.) Dav., var. *valida* (Grun.) Sim.) и 2 формы (var. *italica* f. *italica* и var. *italica* f. *curvata* (Pant.) Dav.). Исследования типового материала по *A. italica* (Crawford, 1981; Kobayasi, Nozava, 1982) и его внутривидовым таксонам, проведенные с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), позволили получить новые данные по морфологии перечисленных выше разновидностей, перевести их в ранг самостоятельных видов или уточнить систематическое положение *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth (Haworth, 1988), *A. crenulata* (Ehr.) Thw. (Krammer, Lange-Bertalot, 1991), *A. valida* (Grun.) Krammer (Krammer, 1991). Эта новая информация не вошла в упомянутую выше отечественную сводку (Давыдова, Моисеева, 1992). Последнее, вероятно, послужило причиной того, что отдельные створки диатомовых водорослей, приведенные в ней на электронных микрофотографиях, иллюстрирующих внутривидовые таксоны *A. italica*, идентифицированы неточно. Например, среди иллюстраций *A. italica* var. *italica* f. *italica* (Давыдова, Моисеева, 1992 : табл. 61, 11—18) фигурируют микрофотографии *A. islandica* (фиг. 15) или *A. subarctica* (фиг. 14, 16, 18 sub *A. italica* var. *subarctica*). Последний приведен также под названием *A. distans* (Ehr.) Sim. (табл. 59, 14) и *A. distans* var. *alpigena* (Grun.) Sim. (табл. 60, 2—4).

Диапазоны изменчивости основных морфологических количественных признаков для таксонов указанной группы, приведенные в работах Давыдовой, Моисеевой (1992) и К. Krammer, Н. Lange-Bertalot (1991), в основном совпадают, хотя и имеются существенные различия по диаметру створки и числу штрихов в 10 мкм у var. *italica*, высоте загиба створки — у var. *subarctica*, диаметру створки — у var. *valida*.

A. italica var. *italica* — широко распространенная в континентальных водоемах разновидность, космополит. *A. italica* var. *subarctica* и *A. italica* var. *valida* характерны для северных и горных водоемов (Давыдова, Моисеева, 1992). Однако Krammer, Lange-Bertalot (1991) относят *A. italica* var. *italica* к редко встречающимся космополитам. В обширной отечественной литературе (Голлербах, Красавина, 1971; Красавина, Цветкова, 1983) подтверждается мнение Давыдовой и Моисеевой (1992) в отношении ареалов *A. italica* и разновидностей. В качестве примера можно привести данные светомикроскопических исследований по фитопланктону Волги (Кузьмин, 1978; Экология..., 1989; Корнева, 1993; Охупкин, 1994): var. *italica* и var. *subarctica* были зафиксированы на всем протяжении р. Волги от истока до низовья в составе доминантов альгоценозов ряда водохранилищ, где эти разновидности, согласно личному сообщению Г. В. Кузьмина, достигали значительной биомассы (var. *italica*: 11—39 г/м³, Рыбинское и Горьковское водохранилища, низовье Волги) и численности (var. *subarctica*: 12 000 тыс. кл/л, Горьковское водохранилище). Однако, как показали проведенные нами специальные исследования материалов по фитопланктону Волги с помощью СЭМ (Генкал, 1995), в Волге *A. italica* var. *italica* отсутствует, а var. *subarctica* в ряде случаев отождествлялась с *A. distans* var. *distans* и *A. distans* var. *alpigena*. По-видимому, и в других водоемах могла иметь место неточная идентификация представителей этой группы диатомовых водорослей.

Цель работы — изучить диапазон изменчивости признаков видов *Aulacosira*.

Материал и методика

Исследовали пробы фитопланктона из водоемов Чукотки: протока Марковка у пос. Марково, р. Мамолинка, р. Ола, Майоровское оз., ручей в тундре, тундровое озеро (собраны автором); из водохранилищ Волги (Рыбинское, Угличское, Горьковское) и озера Нюк (Карелия) (архив лаборатории альгологии Института биологии внутренних вод РАН); а также из других водоемов России: из голоценовых отложений кальдеры вулкана Узон (Камчатка), оз. Штюбеля (Камчатка), оз. Курильское (Камчатка), оз. Фролиха (Забайкалье), оз. Байкал, р. Сейма (приток Оки), Обской губы,

Пертозеро (Карелия), р. Линда (приток Волги), Приморского водохранилища (материал был любезно предоставлен коллегами). Всего изучено более 100 водоемов на территории бывшего СССР. Освобождение водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Для исследования препаратов водорослей использовали СЭМ «JSM-25 S».

Результаты и их обсуждение

Наши исследования показали, что большинство исследованных количественных признаков варьируют в большей степени, чем указано в последних систематических сводках (см. таблицу). С учетом наших и литературных данных приводим уточненные расширенные диагнозы видов.

1. *Aulacosira italica* (Ehr.) Sim. emend. Genkal. — *Gallionella italica* Ehr. 1838:171. — *Melosira italica* (Ehr.) Kützing, 1844:55, tab. 2, 6. — *M. italica* var. *tenuissima* (Grun.) Müller, 1906:78. — *Aulacosira italica* var. *tenuissima* (Grun.) Simonsen, 1979:60.

Панцирь цилиндрический. Поясковый ободок состоит из вставочных и соединительных ободков. Створки круглые, слегка выпуклые, 3—30 мкм в диам. Ареолы круглые, на лицевой части створки — по всей поверхности или отсутствуют. Высота загиба створки 6.3—28.5 мкм, отношение высоты к диаметру 0.55—4.0. Ареолы на загибе створки в прямых или слабо наклоненных рядах, 12—25 в 10 мкм, ареол в ряду 8—26 в 10 мкм. Шейка относительно высокая. Кольцевая борозда на наружной поверхности не выражена, кольцевидная диафрагма более или менее широкая. Имеется один двугубый вырост. Соединительные шипы лопатообразные (табл. I, 1—11).

Редко встречающийся в континентальных водоемах широко распространенный вид. Обитает в слабо евтрофных лужах, прудах, озерах.

Давыдова, Моисеева (1992) не выделяют у *A. italica* разновидности «*tenuissima*» в отличие от Krammer, Lange-Bertalot (1991). Последние к *A. italica* var. *tenuissima* (Grun.) Sim. относят формы с небольшим диаметром и значительным отношением

Диапазоны изменчивости количественных диагностических признаков таксонов группы *Aulacosira italica*

Таксон	Диаметр створки, мкм	Высота загиба створки, мкм	Отношение высоты загиба створки к ее диаметру	Число рядов ареол в 10 мкм	Число ареол в 10 мкм	Источник
<i>A. italica</i> var. <i>italica</i>	3—30	8—21		18—24		Давыдова, Моисеева, 1992
<i>A. italica</i> var. <i>subarctica</i>	3—15	5—36		18—20		
<i>A. italica</i> var. <i>valida</i>	10—12	8—21		12—14		
<i>A. italica</i> var. <i>italica</i>	6—23	8—20	1—2.5	13—18	12—18	Krammer, Lange-Bertalot, 1991
<i>A. italica</i> var. <i>tenuissima</i>	3—5	8—20	>4.0	13—18	12—18	
<i>A. crenulata</i>	5—32	8—20	0.7—1.0	14—19	9—13	
<i>A. subarctica</i> f. <i>subarctica</i>	3—15	2.5—18.0	до 2.0	18—20	17—22	
<i>A. subarctica</i> f. <i>recta</i>	3—5	2.5—18.0	>5.0	18—20	17—22	
<i>A. valida</i>	10—25	10—18	0.6—1.3	18—22	12—15	
<i>A. italica</i>	3.3—25.0	6.3—28.5	0.55—3.81	12—25	8—26	Наши данные
<i>A. subarctica</i>	3.4—20.0	1.7—18.0	0.15—3.87	11—25	10—40	
<i>A. valida</i>	5.0—12.6	7.7—16.6	0.93—2.26	10—14	10—18	

высоты загиба створки к ее диаметру в отличие от типовой разновидности (см. таблицу). В исследованных нами популяциях, с одной стороны, максимальная величина этого отношения для var. *italica* варьировала от 2.01 до 2.88 (в подавляющем большинстве случаев — более 2.5), а минимальное значение диаметра створки находилось в пределах 5.0—8.3 мкм, т. е. совпадало с верхним значением этого признака для var. *tenuissima* (см. таблицу). С другой стороны, в нашем распоряжении была выборка *A. italica* из небольшого озера Чукотки, в которой диаметр створки варьировал от 3.3 до 7.8 мкм, а отношение высоты загиба створки к ее диаметру изменялось от 1.41 до 1.66 для экземпляров с максимальным размером (7.8 мкм) и от 2.00 до 3.81 для экземпляров, совпадающих по размерам с var. *tenuissima* (3.3—5.0 мкм), т. е. оно не превышало значение 4.0. При этом высота загиба створки и число рядов ареол в 10 мкм и ареол в 10 мкм штриха не выходило за границы диагноза (см. таблицу). К сожалению, в нашем распоряжении имелась только одна такая выборка, да и та слишком мала (6 экз.), чтобы делать по ней окончательные выводы о целесообразности выделения *A. italica* var. *tenuissima*. Однако весь наш материал в целом, по нашему мнению, свидетельствует все-таки в большей степени в пользу сведения var. *tenuissima* в синонимику к var. *italica*, что совпадает с точкой зрения Давыдовой и Моисеевой (1992). У *A. italica* var. *italica* они выделяют две формы: f. *italica* и f. *curvata*. Последняя форма отличается от типовой тем, что ее створки согнуты по центральной оси; обе формы редко встречаются вместе. *A. italica* зафиксирован нами в 12 водоемах, но ни в одном из них f. *curvata* обнаружена не была. А. П. Скабичевский (1960) хотя и выделяет morpho *curvata* (Pant.) Skabitsch., но ставит под сомнение устойчивость единственного признака (изогнутость нитей), отличающего морфу от типовой формы, и при этом отмечает, что нередко изогнутые нити можно встретить среди нормальных прямых нитей вида. Krammer, Lange-Bertalot (1991) вообще не выделяют эту форму, и мы также склоняемся к этой точке зрения.

Давыдова и Моисеева (1992) в синонимике к *A. italica* var. *italica* f. *italica* приводят *Melosira crenulata* Kütz. Krammer, Lange-Bertalot (1991) последний таксон выделяют как самостоятельный вид *Aulacosira crenulata* (Ehr.) Thw. Диапазоны изменчивости количественных признаков *A. crenulata* совпадают с таковыми *A. italica* (см. таблицу, наши данные). Основное отличие состоит в том, что ареолы у *A. crenulata* по форме более продолговатые, чем у *A. italica*, и расположены нерегулярно в продольных прямых рядах (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, fig. 24, 2).

A. italica отмечен в основном в водоемах Забайкалья, Камчатки, Чукотки и лишь в одном случае на европейской части России (р. Сейма).

2. *Aulacosira valida* (Grun.) Krammer. — *Melosira crenulata* var. *valida* Grun. in Van Heurck, 1880—1881, tab. 88, 8. — *Aulacosira italica* var. *valida* (Grun.) Simonsen, 1979: 60.

Панцирь цилиндрический. Створки толстостенные, сильно выпуклые, с закругленным краем, переходящим в загиб, 5—25 мкм в диам. Ареолы на лицевой части створки в виде штрихов, переходящих на загиб створки. На границе лицевой части створки с ее загибом штрихи могут прерываться гиалиновыми участками. Высота загиба створки 7.7—21.0 мкм, отношение высоты к диаметру 0.60—2.26. Ареолы на загибе створки в продольных сильно изогнутых или спиральных рядах, 10—22 ряда в 10 мкм, ближе к лицевой части более крупные и вытянутые; ареол в ряду 10—18 в 10 мкм. Кольцевая борозда неглубокая, кольцевидная диафрагма широкая. Соединительные шипы полые, грубые, лопатообразные (табл. I, 12—15).

Арктоальпийский широко распространенный вид. Редко в олиготрофных и дистрофных озерах.

Нами зафиксирован в озерах Нюк и Фролиха, а также в небольшом ручье недалеко от г. Магадана.

3. *Aulacosira subarctica* (O. Müll.) Haworth emend. Genkal. — *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müller, 1906: 78, tab. 2, 7, 8. — *Aulacosira italica* subsp. *subarctica* (O. Müll.) Simonsen, 1979: 60.

Панцирь цилиндрический. Створки круглые, плоские, 3—20 мкм в диам. Ареолы на лицевой части створки по всей поверхности, только у края или отсутствуют. Загиб створки 1.7—18.0 мкм выс., отношение высоты к диаметру створки 0.15—3.87. Ареолы в продольных спиральных рядах, переходящих на основание соединительных шипов, 11—25 рядов в 10 мкм, ареол в ряду 10—40 в 10 мкм. Шейка низкая или высокая. Кольцевая борозда неглубокая, кольцевидная диафрагма широкая. Соединительные шипы остроконечные, иногда встречаются более широкие шипы с раздвоенными концами. Ауксоспоры шаровидные (табл. II, 1—6).

Широко распространенный в континентальных водоемах вид.

Нами найден во многих водоемах России, не только в северных и горных, но и в более южных: в озерах Телецком и Ханка, в р. Дунай, Волгоградском и Киевском водохранилищах (45—50° с. ш.).

Krammer, Lange-Bertalot (1991) по небольшому размеру створки и большому значению отношения высоты загиба створки к ее диаметру выделяют *A. subarctica* f. *recta* (O. Müll.) Krammer (см. таблицу), однако для ее иллюстрации приводят микрофотографию водоросли с отношением высоты загиба к диаметру, равным всего 2.66 (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, fig. 23, 3). В нашем материале в 7 из 12 исследованных выборок были отмечены минимальные значения диаметра створки (до 5 мкм), но максимальные значения отношения высоты к диаметру при этом варьировали от 2.72 до 3.87, т. е. не превышали даже 4.0. В связи с вышеизложенным до получения фактических данных в пользу выделения f. *recta* мы будем придерживаться монотипической точки зрения на объем *A. subarctica*.

В материалах из Рыбинского водохранилища, озер Байкал и Пертозеро нами был обнаружен новый для науки вид рода *Aulacosira*, описание которого приводится ниже.

4. *Aulacosira volgensis* Genkal sp. nov. — *Frustula cylindrica*. Valvae orbiculares, planae, 10—20 µm in diam. Areolae superficie marginales. Limbus 11.0—18.6 µm altus, 0.60—1.66 diameter aequans, areolis longitudinaliter spiraliter seriatis 10—14 pro 10 µm et transverse oblique seriatis 10—14 pro 10 µm. Collum humile. Sulcus annularis facie exteriore nullus. Diaphragma annulare hand latum. Spinae ligantes parvae, obtusatae. (табл. II, 7—12).

Typus: Russia, aquatio Rybinskoe, 15 IX 1982, S. I. Genkal, № A 3. In Instituto Biologiae Aquarum Internarum Acad. sci. Ross. (regio Jaroslavensis, pag. Borok) conservatur.

Affinitas. Ab *A. valida*, cui species nostra affinis est, areolatione superficiali aliena, areolarum limbi, spinarum valvaeque dimensionibus necnon spinarum forma differt, ab *A. ambigua* vero spinarum forma, rimoportula rima oblonga magna destituta, valvae dimensionibus necnon areolis longitudinaliter et transverse seriatis paucioribus differt.

Панцирь цилиндрический, с несколькими вставочными(?) ободками. Створки круглые, плоские, 10—20 мкм в диам. Ареолы на лицевой части створки расположены по краю. Высота загиба створки 11.0—18.6 мкм, отношение высоты к диаметру 0.60—1.66. Ареолы на загибе в продольных спиральных рядах (10—14 рядов в 10 мкм) и в поперечных наклонных рядах (10—14 ареол в 10 мкм). Шейка низкая. Кольцевая борозда на наружной поверхности не выражена. Кольцевая диафрагма неширокая. Соединительные шипы мелкие, притупленные.

Тип: Россия, Рыбинское водохранилище, 15 IX 1982, С. И. Генкал, № А 3. Хранится в Институте биологии внутренних вод РАН (пос. Борок, Ярославская обл.).

Пресноводный планктонный вид.

По характеру ареолированности загиба створки *A. volgensis* сходен с *A. valida* (табл. I, 12—15) и *A. ambigua* (Kobayasi, Nozawa, 1981; Давыдова, Моисеева, 1992). От *A. valida* новый вид отличается расположением ареол на лицевой части створки, размерами ареол на загибе створки, размерами и формой шипов, а также размерами створки; от *A. ambigua* — формой шипов, отсутствием крупного продольного отверстия двугубого выроста, размерами створки и меньшим числом ареол в продольных и поперечных рядах. Шипы *A. volgensis* сходны по размерам и форме

с таковыми *A. islandica*, однако у последнего вида ряды ареол на загибе створки прямые или только слегка наклонные, а на лицевой части створки ареолы располагаются по всей поверхности (Genkal, Popovskaya, 1991; Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

Выражаю благодарность коллегам А. А. Гончарову, Е. В. Ленской, Е. Г. Лупикиной, А. Г. Охапкину, Г. И. Поповской, Л. А. Семеновой, Т. А. Чекрыжевой за предоставленные материалы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект — № 96-04-50847).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авинская Е. В. Особенности развития и функционирования фитопланктона больших мелководных озер Северо-Запада (на примере озера Ильмень): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 21 с.
- Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.
- Генкал С. И. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw. // Тез. докл. четвертой Всерос. конф. по водным растениям. Борок, 1995. С. 86—87.
- Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.
- Голлербах М. М., Красавина Л. К. Водоросли: Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. Л., 1971. 624 с.
- Давыдова Н. Н., Мусеева А. И. Род *Aulacosira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. С. 76—85.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 50—113.
- Красавина Л. К., Цветкова Н. Н. Водоросли: Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям. 1961—1970». Л., 1983. 460 с.
- Кузьмин Г. В. Фитопланктон // Волга и ее жизнь. Л., 1978. С. 122—140.
- Науменко Ю. В. Фитопланктон реки Оби: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1996. 33 с.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М., 1951. 619 с.
- Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.
- Петрова Н. А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л., 1990. 200 с.
- Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960. 350 с.
- Трифонов И. С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 77 с.
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л., 1989. 304 с.
- Crawford R. M. The diatom genus *Aulacosira* Thwaites: its structure and taxonomy // Phycologia. 1981. Vol. 20. N 2. P. 174—192.
- Ehrenberg C. G. Die Infusorienthierchen als Vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben de Natur. Leipzig, 1838. 548 S.
- Genkal S. I., Popovskaya G. I. New data on the frustule morphology of *Aulacosira islandica* (Bacillariophyta) // Diatom Research. 1991. Vol. 6. N 2. P. 255—266.
- Haworth E. Y. Distribution of diatom taxa of the old genus *Melosira* (now mainly *Aulacosira*) in Cumbrian waters // Algae and aquatic environment. Bristol, 1988. P. 138—167.
- Kobayasi H., Nozawa M. Fine structure of the fresh water centric diatom *Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim. // Jap. J. Phycol. 1981. Vol. 29. N 2. P. 121—128.
- Kobayasi H., Nozawa M. Fine structure of the freshwater centric diatom *Aulacosira italica* (Ehr.) Sim. // Jap. J. Phycol. 1982. Vol. 30. N 2. P. 139—146.
- Krammer K. Morphology and taxonomy in some taxa of the genus *Aulacosira* Thwaites (Bacillariophyceae). II. Taxa in the *A. granula*-, *italica*- and *lirata*-groups // Nova Hedwigia. 1991. N. 53. P. 477—496.
- Krammer H., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/3. Stuttgart, 1991. S. 1—576.

Kützing F. T. Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen, 1844. 152 S.
Müller O. Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira*-Arten // Jahrb. Wiss. Bot. 1906. Bd 43. S. 1—466.

Simonsen R. The Diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—71.

Van Heurck H. Synopsis des Diatomees de Belgique. Atlas. Texte. Anvers, 1880—1885. 235 p.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок (Ярославская обл.)

Получено 14 III 1997

SUMMARY

On the basis of electron microscopical investigation of some members of the genus *Aulacosira*, ranges of morphological variability of the main diatomic features have been specified and supplemented diagnoses of *A. italica*, *A. valida*, *A. subarctica* as well as the description of *A. volgensis* sp. nov. are presented.

УДК 581.8 (582.912.3)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 5

© А. П. Катомина

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТКАНЕЙ В ОСИ ПОЧКИ У РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *PYROLACEAE* (К ВОПРОСУ О ПЕРЕХОДНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ)

A. P. KATOMINA. TISSUE DIFFERENTIATION IN THE BUD AXIS OF *PYROLACEAE* SPECIES
(IN TERMS TRANSITIONAL LIFE FORMS)

Установлено, что у изученных растений 5 видов сем. *Pyrolaceae* при заложении на апексе чешуй дифференциация тканей в оси почки происходит более быстрыми темпами, чем при заложении листьев, но в это время образуются более мелкоклеточные кора и сердцевина. В морфологическом ряду *Chimaphila—Orthilia—Pyrola—Moneses* выявлено усиление паренхиматизации надземной части побегов. Подтверждается взаимосвязь темпов дифференциации тканей с филлотаксисом. В спорных случаях с выявлением жизненной формы растений в небольших систематических группах предлагается привлекать отдельные анатомические признаки в качестве дополнительных.

Ключевые слова: дифференциация тканей, почки, зачатки чешуй и листьев, жизненные формы, *Pyrolaceae*.

Сем. *Pyrolaceae* невелико по объему, но включает в себя представителей разных жизненных форм. Относительно принадлежности видов *Pyrolaceae* к определенным жизненным формам в ботанической литературе нет единого мнения. Так, если *Chimaphila umbellata* большинство исследователей относят к кустарничкам, а *Moneses uniflora* — к травянистым растениям, то у видов рода *Pyrola* и особенно у *Orthilia secunda* положение более неопределенное. *O. secunda* разные авторы относят к кустарничкам (Хохряков, 1961; Полозова, 1986), к многолетним травам (Чернов, 1959), к жизненной форме промежуточного характера между травянистыми и деревянистыми растениями (Шилова, 1960). Несмотря на разногласия, в литературе неоднократно отмечалось наличие в сем. *Pyrolaceae* морфологического ряда *Chimaphila—Orthilia—Pyrola—Moneses*. В этом ряду отмечено уменьшение продолжительности жизни главных скелетных осей и высоты растений (Серебряков, 1962), высоты расположения почек возобновления (Шилова, 1960), а также прироста ксилемы в многолетних надземных и подземных частях побегов (Колищук, 1968).

Цель работы — дополнить описание жизненных форм *Pyrolaceae* характеристиками внутривидового формирования побегов, а именно выявить присущие разным видам особенности хода дифференциации тканей в оси зачаточного побега.

Исследовали верхушечные почки 1—3-летних вегетативных побегов у 5 видов сем. *Pyrolaceae*: *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola minor* L., *P. rotundifolia* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray.

Растения *Chimaphila umbellata* собирали в сосновом лесу разнотравном в окрестностях ж.-д. станции Петяярви на Карельском перешейке (Ленинградская обл.), растения остальных видов — в березово-еловом лесу разнотравном по берегу реки Вудъяврйок в Хибинах (Мурманская обл.).

Для исследования были приготовлены постоянные анатомические препараты, представляющие серии поперечных срезов от поверхности апексов побегов до основания почек. Толщина срезов 8—10 мкм, окраска проведена гематоксилином по Делавильду.

Термин «листовое подножие» обозначает ткани, общие для листа и стебля (Louis, 1935). На схемах зачатки пронумерованы в базипетальной последовательности.

Результаты и их обсуждение

Формирование тканей в оси зачаточного побега у представителей сем. *Pyrolaceae* прослежено при заложении листьев и чешуй.

Ранее было показано (Катомина, 1994), что чешуи и листья у разных видов *Pyrolaceae* закладываются примерно с одинаковой скоростью (пластохрон листа — 2.5—3.5 сут, пластохрон чешуи — 7 сут). Чешуи образуются в июле—августе (у видов *Pyrola* — все; у *Orthilia secunda* — большая часть; у *Chimaphila umbellata* — половина) и формируются в почке 2 года, листья закладываются в первой половине лета (июнь—июль) и находятся в почке 1 год. При рассмотрении хода дифференциации тканей в оси почки у видов *Pyrolaceae* необходимо учитывать, что самые молодые зачатки представлены меристематическими клетками. В связи с этим значительно большее влияние на ход дифференциации тканей оказывают уже имеющиеся зачатки листьев или чешуй. У всех исследованных видов листовой след однопучковый, однолакунный.

У *Chimaphila umbellata* листорасположение спиральное — $2/5$, но узлы часто бывают сближены по 2 или 3. Формирование тканей прослежено в конце периода образования зачатков листьев. В это время в почках заложены все чешуи и листья побега будущего года.

В I узле ось зачаточного побега и листовые следы состоят из меристематических клеток. На уровне II узла в центре оси начинают выделяться более вакуолизированные клетки — производные сердцевинной меристемы (табл. 1). Первые элементы будущей проводящей системы появляются в подножии 4-го и 5-го листовых зачатков, и в оси почки они различаются на расстоянии 120—140 мкм от поверхности апекса побега. В V узле благодаря более вакуолизированным клеткам сердцевини и коры хорошо различимо образовательное кольцо. Его строение неоднородно: участки с дифференцированными васкулярными элементами чередуются с группами активно делящихся клеток. В VI и следующих книзу узлах формируются синтетические проводящие пучки благодаря тому, что приходят в контакт пучки смежных зачатков одной парастихи. Листовые щели у *C. umbellata* составлены, как правило, 4—6 паренхимными клетками. Листовые подножия чешуй и листьев, разрастаясь, охватывают обычно до $1/3$ окружности формирующегося стебля.

На уровне VI и VII узлов кольцо первичных проводящих тканей отграничено от сердцевини перимедуллярной зоной, снаружи от него расположена коровая паренхима. Сердцевину и кору на этом уровне (около 300 мкм от поверхности апекса побега) составляют 10—11 и 4—5 клеток соответственно. В основании годовичного побега сердцевина и кора слагаются таким же количеством клеток и имеют

ТАБЛИЦА 1

Формирование тканей в оси почки *Chimaphila umbellata*
при заложении листьев в июне

Узел		Сердцевина		Кора		Образовательное кольцо	
№	расстояние от поверхности апекса, мкм	число клеток по диаметру	диаметр, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм
II	70—90	5	60	—	—	—	—
III	120—140	9	240	—	—	—	—
IV	170—200	9	280	3—4	60	—	—
V	190—230	9—10	320	4	80	4	40—50
VI	250—290	10	350	4—5	100	4—5	50—60
VII	300—350	10—11	350	4—5	100	4—5	80
VIII	340—360	10—11	350	4—5	100	4—5	80
IX	400—470	10—11	350	4—5	100	5—6	100
X	500—610	10—11	350	4—5	100	6—7	100—120

такие же размеры (табл. 1). Контуры отдельных пучков на этом уровне становятся плохо различимыми, здесь начинают формироваться 1—2-рядные сердцевинные лучи.

У *Orthilia secunda* (рис. 1, 2) листорасположение спиральное — 1/3. К концу периода заложения листьев в верхушечных вегетативных почках содержится до 7—9 зачатков (рис. 1).

При образовании листовых зачатков на поперечном срезе на уровне апекса видно, что 3 самых молодых примordia состоят из мелких меристематических клеток. В центре 4-го зачатка различается группа мелких клеток — это формируется прокаμβиальный пучок. Уже сформированные проводящие пучки видны у наружных зачатков — чешуй, их дифференциация началась еще в августе прошлого года вскоре после заложения соответствующих чешуй.

В I узле ось зачаточного побега состоит из меристематических клеток. На уровне II узла в центре выделяются производные сердцевинной меристемы (табл. 2). В III—IV узлах в связи с начавшейся вакуолизацией паренхимных клеток различимы не только сердцевинная, но и коровая паренхима. Благодаря этому между ними четко выделяется образовательное кольцо. Ниже III узла в подножии 4-го зачатка почти одновременно появляются элементы протофлоэмы и протоксилемы. В оси зачаточного побега первые проводящие элементы различимы на уровне IV—V узлов. Под IV узлом образуются первые синтетические пучки. Начиная с V узла (290 мкм), ковшнутри от образовательного кольца заметна перимедуллярная зона.

Разрастание сердцевинны продолжается до основания почки; ее диаметр увеличивается с 3—4 клеток в основании апекса до 10—11 в основании годичного побега. Деления клеток в сердцевине продолжают до IV—VII узлов. Увеличение диаметра сердцевинны в следующих узлах книзу происходит за счет разрастания клеток, особенно в ее центральной части. Прирост коры по радиусу происходит также в основном вследствие разрастания клеток, так как их количество увеличивается незначительно (табл. 2).

В августе, когда на апексе закладываются чешуи, в почке содержатся (кроме чешуй и листьев побега следующего года) зачатки чешуй побега еще одного вегетационного сезона (рис. 2). Элементы протофлоэмы и протоксилемы различимы в образовательном кольце на уровне III—IV узлов (180—250 мкм от поверхности апекса), в V узле образовательное кольцо состоит из 4—5 клеток и достигает ширины 50—60 мкм (табл. 2). В основании зачаточного побега кольцо первичных проводящих тканей составляют 5—6 клеток, его ширина достигает 100 мкм по радиусу.

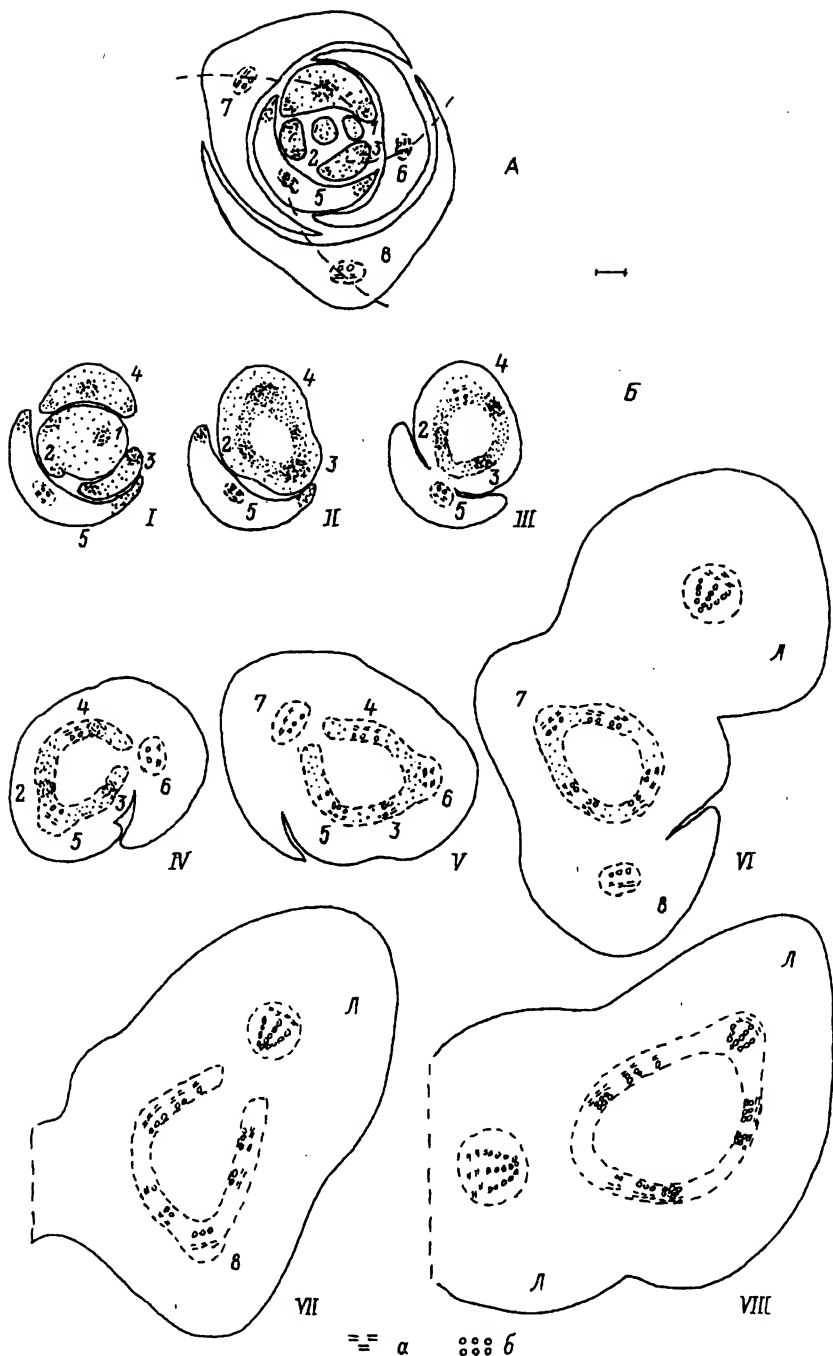


Рис. 1. Формирование тканей в оси почки *Orthilia secunda* при заложении листьев.

А — поперечный срез на уровне поверхности апекса побега, Б — срезы на уровне узлов. I—VIII — узлы; 1—8 — зачатки: 1—4 — листьев, 5—8 — чешуй побега будущего года. Зачатки на рис. 1—4 пронумерованы в базипетальной последовательности. л — лист, а — элементы флоэмы, б — элементы ксилемы. Степень штриховки соответствует степени меристематичности тканей, паренхимные ткани не заштрихованы. Масштабная линейка — 100 мкм.

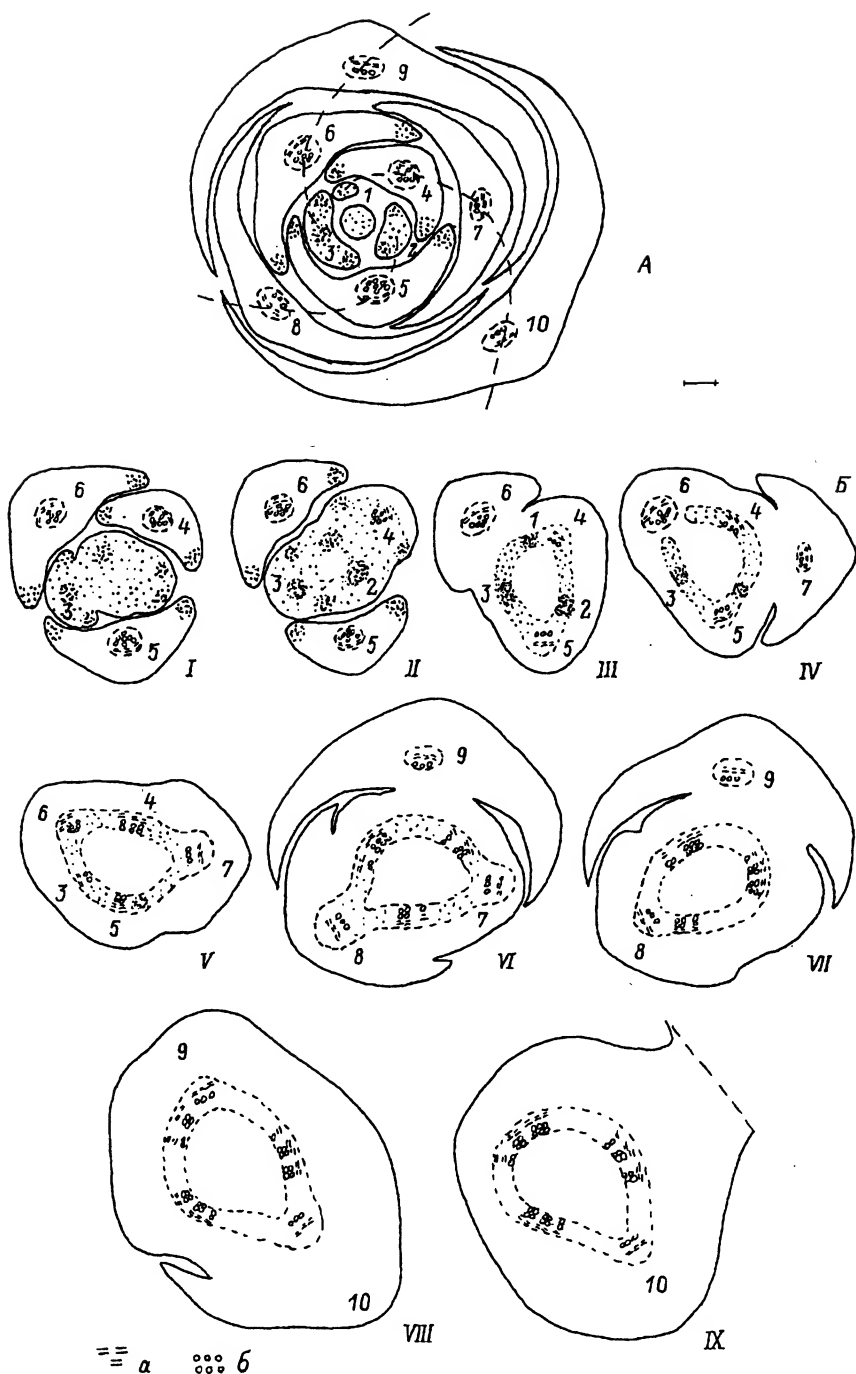


Рис. 2. Формирование тканей в оси почки *Orthilia secunda* при заложении чешуй.

I—IX — узлы; 1—10 — зачатки: 1—3 — чешуй побега второго будущего года, 4—6 — листьев и 7—10 — чешуй побега будущего года. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 2

Формирование тканей в оси почки *Orthilia secunda*

Время за- ложения элементов годового побега	Узел		Сердцевина		Кора		Образовательное кольцо	
	№	расстояние от поверх- ности апек- са, мкм	число клеток по диаметру	диаметр, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм
Июль (заложе- ние лис- тьев)	II	90—100	7—8	200	—	—	—	—
	III	140—150	8	250	3—4	70	4	50
	IV	200—240	10	300	4	100	4	50
	V	280—290	10	350	4	150	4	50
	VI	350—390	9—10	400	4—5	170	5	70
	VII	480—560	10—11	460	4—5	200	5—6	70
	VIII	580—710	10—11	550	4—5	200	5—6	60—70
Август (заложе- ние че- шуй)	II	100—130	5	140	—	—	—	—
	III	180—200	7—8	270	4—5	100	—	—
	IV	220—250	10	310	4—5	100	4	50—60
	V	280—320	10	350	4—5	110	4—5	50—60
	VI	350—380	10—11	400	4—5	130	4—5	50—60
	VII	410—440	10—11	450	4—5	140—150	5	70
	VIII	500—530	10—11	450	4—5	140—160	5—6	80—100
	IX	590—660	10—11	450	4—5	170—180	5—6	80—100

На протяжении II—VII узлов происходит формирование сердцевинны. С IV—VI узлов количество клеток уже не увеличивается, происходит только их разрастание. К VII узлу ее составляют 10—11 клеток, а диаметр достигает 450 мкм. Длительное увеличение толщины коры наблюдается также благодаря разрастанию клеток. Количество клеток по радиусу коры определяется уже в III узле.

У *Pyrola minor* листорасположение 1/3. После заложения листьев вегетативные почки состоят из чешуй со сформированными пучками и зачатков листьев (рис. 3). На уровне апекса у 2—4-го зачатков в центре и по краям выделяются более мелкие клетки — это прокамбиальные пучки и маргинальная меристема соответственно. В I узле ось зачаточного побега состоит из меристематических клеток, в подножиях 3-го и 4-го листовых зачатков начинают обособляться клетки паренхимы. Во II узле в центре оси выделяются более крупные клетки — производные сердцевинной меристемы. На этом уровне (120—160 мкм) в основании 4-го листового зачатка различаются первичные проводящие элементы. В оси зачаточного побега мелкие клетки коры вследствие своей большей вакуолизации уже отличаются от составляющих образовательное кольцо более мелких и темнее окрашенных клеток.

В III узле в оси побега появляются первые элементы протофлоэмы и протоксилемы, хорошо заметно образовательное кольцо, которое окружают более крупные клетки формирующейся коровой паренхимы. Под эпидермой выделяется гиподерма. Ниже IV узла (около 400 мкм) формируются первые синтетические пучки (табл. 3). Формирование сердцевинны происходит на протяжении II—VII узлов. Ниже V узла диаметр сердцевинны увеличивается только за счет разрастания ее клеток, так как их количество, достигнув 10—11, далее не увеличивается. Перимедулярная зона окружает состоящее из 5—6 клеток кольцо первичных проводящих тканей.

В связи с разрастанием зачатков в конце периода заложения чешуй почки *P. minor* имеют значительно большие размеры, чем в первой половине вегетационного сезона (рис. 4). У всех листовых зачатков видны сформированные проводящие пучки. Зачатки чешуй состоят из мелких меристематических клеток.

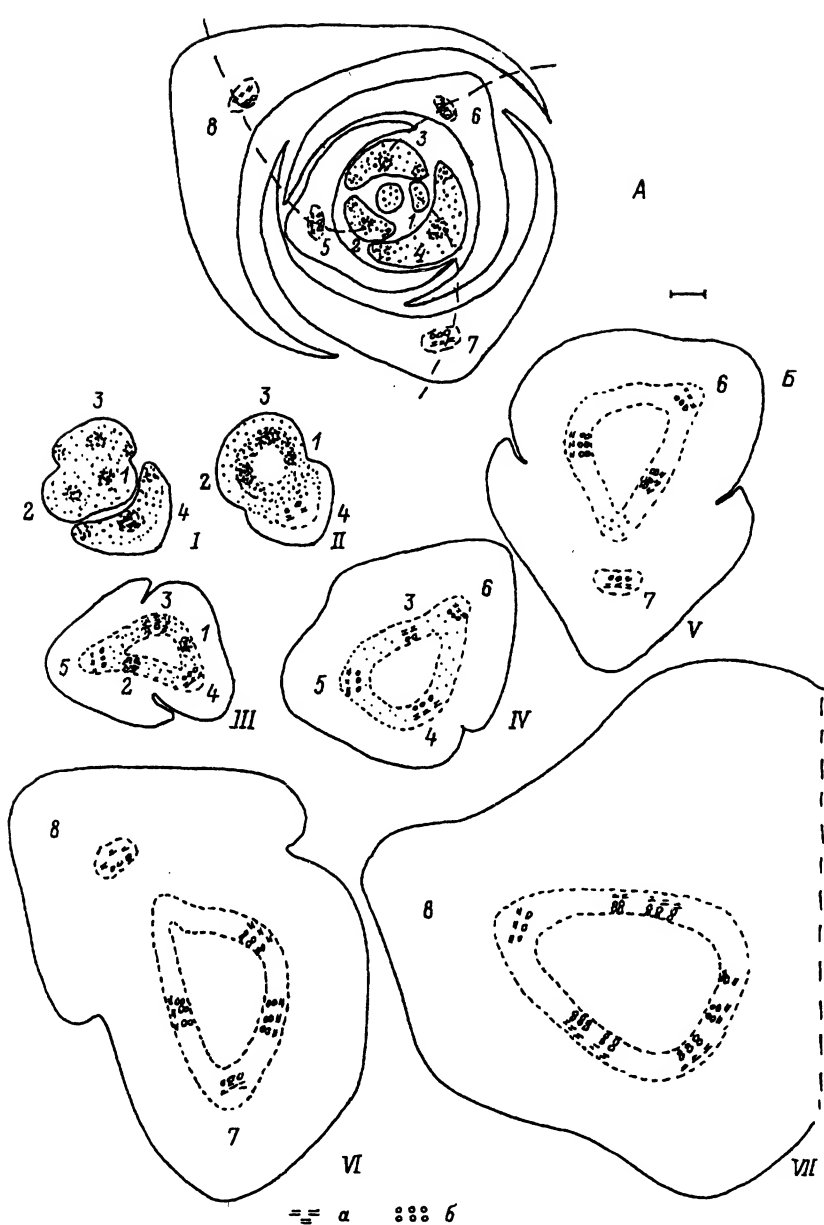


Рис. 3. Формирование тканей в оси почки *Pyrola minor* при заложении листьев.

I—VII — узлы; 1—8 — зачатки: 1—4 — листьев, 5—8 — чешуй побега будущего года. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Сердцевина в оси побега выявляется уже на уровне I узла (на расстоянии около 70 мкм от поверхности апекса (табл. 3) — это раньше, чем при заложении листьев), и она раньше достигает своих окончательных размеров. Листовые основания у *P. minor*, разрастаясь, охватывают до половины окружности формирующейся оси побега.

Первые проводящие элементы протофлоэмы, как и при заложении листьев, в оси побега выявлены в III узле. После вхождения листовых следов 4—6-го зачатков ширина кольца первичных проводящих тканей достигает 100—120 мкм, т. е. оно

ТАБЛИЦА 3

Формирование тканей в оси почки *Pyrola minor*

Время за- ложения элементов годового побега	Узел		Сердцевина		Кора		Образовательное кольцо	
	№	расстояние от поверх- ности апек- са, мкм	число клеток по диаметру	диаметр, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм
Июль (заложе- ние лис- тьев)	II	120—180	4—5	10	3	60	3—4	60
	III	170—230	8—9	180	4—5	100	3—4	70
	IV	310—400	9—10	310	5—6	150	5—6	100
	V	390—500	10—11	380	7	200	5—6	100
	VI	510—580	10—11	480	7	250	5—6	100
	VII	680—740	10—11	520	7	250	5—6	100
Август (заложе- ние че- шуй)	I	70	5—6	120	—	—	—	—
	II	110—180	8—9	220	4	100	4	60
	III	210—300	10	320	6	150	4—5	70—80
	IV	350—390	10—11	350	7	180	5—6	80—100
	V	530—580	10—11	400	7	200	6—7	100
	VI	620—730	10—11	400	7	200	6—7	100—120

бывает несколько шире, чем при образовании листовых зачатков. В целом же дифференциация и формирование тканей в оси побега при заложении чешуй происходят более быстрыми темпами, чем при заложении листьев, но при этом образуются более мелкоклеточные кора и сердцевина.

У *Pyrola rotundifolia* листорасположение 1/3. Формирование тканей в оси побега происходит сходно с аналогичным процессом у *P. minor*. При заложении листьев производные сердцевинной меристемы начинают выделяться на уровне II узла, хотя в целом ось зачаточного побега представлена меристематическими клетками.

В III узле (140—200 мкм, табл. 4) под эпидермой благодаря более темной окраске содержимого клеток выделяется гиподерма. Клетки коры вакуолизированы и окрашены светлее остальных. Образовательное кольцо состоит из участков с разной степенью дифференциации. Клеточные деления в нем более часты в местах вхождения листовых следов зачатков. Разрастание сердцевины по диаметру происходит как за счет деления клеток (вследствие чего их количество увеличивается), так и благодаря увеличению размеров клеток в центральной части оси побега.

Ниже IV узла увеличение размеров сердцевины и коры происходит преимущественно за счет разрастания их клеток. Образовательное кольцо окружено хорошо выраженной перимедулярной зоной. Листовые подножия, как и у *P. minor*, сильно разрастаются; листовую щель составляют 6—7 крупных паренхимных клеток. В V узле ширина сердцевины и коры продолжает увеличиваться за счет разрастания клеток. В основании зачаточного побега в кольце проводящих тканей заметны первые деления камбиального типа.

В конце вегетационного сезона кроме уже имеющихся элементов будущего года в почках образовались чешуи еще одного года. Сердцевина обозначается начиная со II узла (табл. 4). Ниже III узла в образовательном кольце заметны первые проводящие элементы протофлоэмы. Сердцевина разрастается в основном за счет увеличения размеров клеток. Снаружи под эпидермой сформированы 2 слоя гиподермы. Разрастания паренхимных клеток в сердцевине и коре ниже IV узла уже не происходит. В кольце проводящих тканей наблюдаются первые деления камбиального типа. Таким

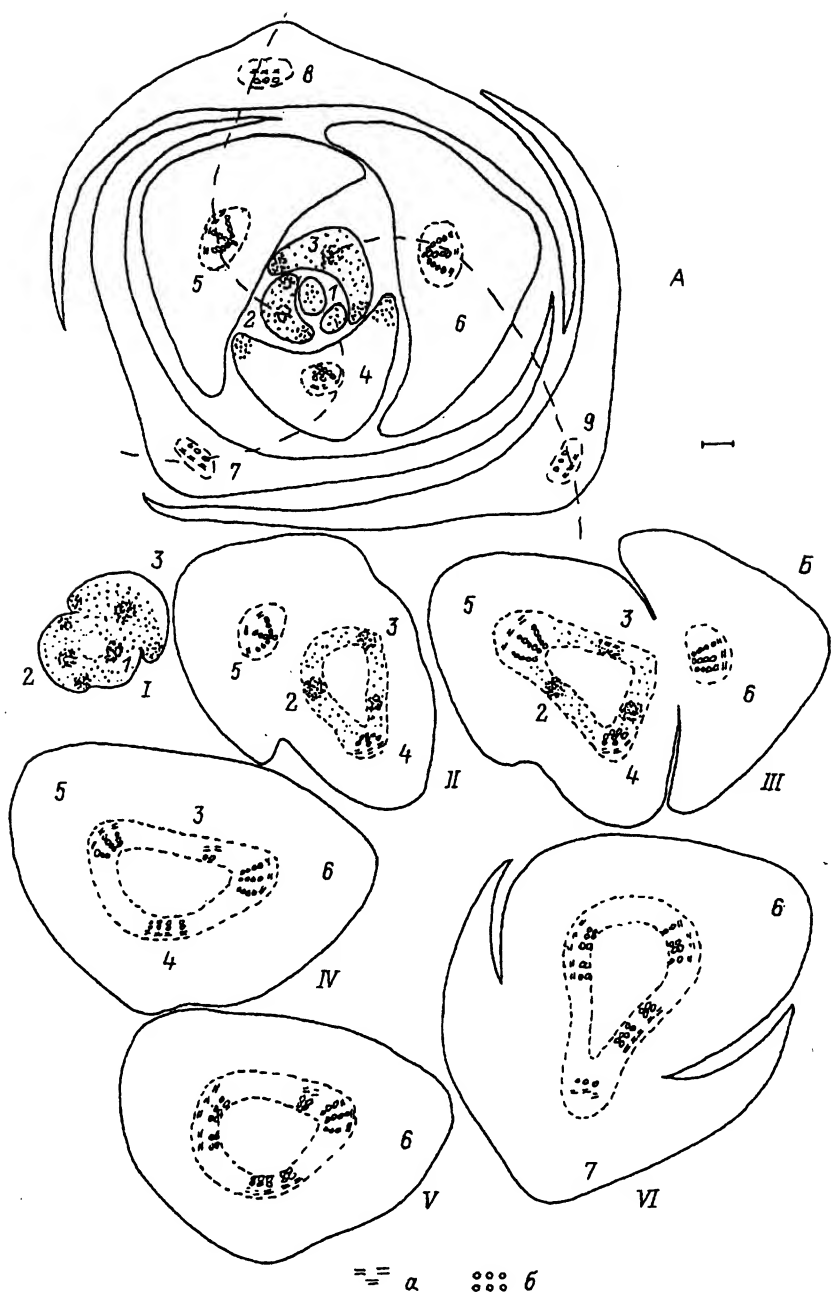


Рис. 4. Формирование тканей в оси почки *Pyrola minor* при заложении чешуй.

I-VI — узлы; 1-8 — зачатки: 1-3 — чешуй побега второго будущего года, 4-6 — листьев и 7-9 — чешуй побега будущего года. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 4

Формирование тканей в оси почки *Pyrola rotundifolia*

Время за- ложения элементов годового побега	Узел		Сердцевина		Кора		Образовательное кольцо	
	№	расстояние от поверх- ности апек- са, мкм	число клеток по диаметру	диаметр, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм
Июль (заложе- ние лис- тьев)	II	80—100	8	170	—	—	—	—
	III	140—200	9	250	5	80	4	70
	IV	230—330	11	500	6—7	220	4—5	80
	V	500—650	11—12	600	6—7	250	5	80
Август (заложе- ние че- шуй)	II	70—80	5	70	—	—	—	—
	III	170—200	9	280	7	150	4—5	70
	IV	280—320	10—11	300	7	250	5	80
	V	470—550	11	300	7	250	5—6	90

образом, у *P. rotundifolia*, как и у описанных выше видов, паренхима сердцевины и коры в оси побега при заложении чешуй скорее достигает своей окончательной ширины по сравнению с периодом заложения листьев, но она составлена более мелкими клетками.

У *Moneses uniflora* листорасположение 1/3. У этого вида, как и у предыдущих, к концу периода заложения листьев в почках содержатся чешуи и листья побега будущего года.

На уровне I узла ось зачаточного побега составлена меристематическими клетками. Начиная со II узла (ниже 110 мкм) в центре оси выделяется сердцевина (табл. 5). По периферии зачаточного стебля начинает обособляться кора, но образовательное кольцо еще не имеет четких контуров. Ниже III узла в уже обозначившемся образовательном кольце обнаружены первые проводящие элементы протофлоэмы. Под эпидермисом выделяется однослойная гиподерма, вакуолизируются клетки коры.

Как и у видов *Pyrola* и *Orthilia secunda*, у *Moneses uniflora* образование первых синтетических пучков начинается в IV узле (200—260 мкм). Ниже IV узла делений клеток в сердцевине и коре не происходит, и дальнейшее разрастание паренхимы этих тканей идет за счет увеличения размеров составляющих их клеток. В VI—VII узлах контуры отдельных проводящих пучков становятся плохо различимыми, здесь формируются 2—3-рядные сердцевинные лучи.

К концу августа в почках *M. uniflora* имеются чешуи и листья побега следующего года, а также чешуи побега еще одного вегетационного сезона. Дифференциация тканей при образовании чешуй у *M. uniflora*, как и у предыдущих видов, происходит быстрее, чем при заложении листьев. Сердцевина начинает выделяться уже в I узле — это раньше, чем у других видов (табл. 5). Ниже IV узла (200—250 мкм) количество клеток (9—10 по диаметру) и размеры сердцевины не увеличиваются. Таким образом, у *M. uniflora*, как и у других растений сем. *Pyrolaceae*, сердцевина, образующаяся в конце вегетационного сезона, составлена более мелкими клетками. Кора, которая образуется в августе, также более мелкоклеточная, чем та, которая образуется в июне. Разрастание клеток коры продолжается дольше, чем сердцевины, и происходит на протяжении 6—7 узлов. Листовые подножия, разрастаясь, охватывают не более 1/3 окружности стебля. Формирование проводящих тканей в оси побега идет по описанной выше схеме. Во II и III узлах обозначается образовательное кольцо, ниже IV начинают формироваться синтетические пучки и сердцевинные лучи. В связи с большим количеством составляющих почку элементов кольцо проводящих тканей в конце сезона несколько шире, чем при образовании листьев в начале лета.

ТАБЛИЦА 5

Формирование тканей в оси почки *Moneses uniflora*

Время за- ложения элементов годового побега	Узел		Сердцевина		Кора		Образовательное кольцо	
	№	расстояние от поверх- ности апек- са, мкм	число клеток по диаметру	диаметр, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм	число клеток по ширине	ширина, мкм
Июль (заложе- ние лис- тьев)	II	110—140	7—8	120	—	—	—	—
	III	150—200	8—9	200	3	90	4	70
	IV	200—260	10	350	5	150	4—5	80
	V	240—350	10—11	380	5	180	4—5	80—90
	VI	360—450	10—11	400	5	200	4—5	80—100
	VII	510—570	11	420	5	200	4—5	80—100
Август (заложе- ние че- шуй)	I	60—70	5	90	—	—	—	—
	II	120—140	8—9	220	—	—	—	—
	III	150—220	8—9	250	3—4	100	5	70—80
	IV	200—250	9—10	250	4	100	5	80
	V	280—330	9—10	250	4—5	120	5—6	80—100
	VI	320—400	9—10	250	5	120	5—6	90—100
	VII	460—580	9—10	250	5	150	5—6	90—100
	VIII	550—690	9—10	250	5	150	5—6	100—110
	IX	720—840	10	250	5	150	5—6	100—110

Сопоставление хода формирования тканей в оси зачаточного побега в разные периоды органогенеза позволяет выявить признаки, общие для всех изученных видов сем. *Pyrolaceae*, и особенности, характерные для каждого вида.

Результаты исследования представителей сем. *Pyrolaceae* подтверждают установленную анатомами закономерность (Priestley, Scott, 1936; Esau, 1943; Шилова, 1967, и др.), состоящую в том, что темпы дифференциации проводящих элементов коррелируют со знаменателем филлотаксической дроби. Так, первые проводящие элементы в оси побега появляются после заложения на апексе элементов одного листового цикла: у *Chimaphila umbellata* с филлотаксисом 2/5 — в IV—V узлах, у остальных видов с филлотаксисом 1/3 — в III—IV узлах. Ксилемные элементы появляются в оси почки почти одновременно или спустя 1—2 пластохрона после начала дифференциации флоэмных элементов.

Полученные данные подтверждают взаимосвязь между шириной основания листа и филлотаксисом (Житков, 1983). У *C. umbellata* с относительно узким основанием листа и филлотаксисом 2/5 разрастание листового подножия незначительно. У видов *Pyrola* с широким основанием листа и филлотаксисом 1/3 отмечено сильное разрастание листового подножия и паренхимных тканей в оси побега.

Сердцевина в оси побега у растений сем. *Pyrolaceae* при заложении листьев начинает дифференцироваться во II узле и достигает к основанию почки больших размеров, чем при заложении чешуй. При заложении чешуй клетки сердцевин в оси можно различить уже в I узле. Сердцевина разрастается на протяжении II—IV узлов, после чего деления клеток в ней, а также, как правило, и их разрастание прекращаются. Количество клеток по диаметру сердцевин в основании годовичного побега у всех изученных видов примерно одинаковое и составляет 9—11. Разрастание клеток сердцевин при образовании чешуй прекращается раньше, но в этот период (середина—конец августа) она представлена более мелкими клетками, чем в июне—июле при заложении листьев. В августе формируется и более мелкоклеточная кора. Выявлено, что у представителей сем. *Pyrolaceae* созревание тканей в оси побега при

заложении на апексе чешуй происходит быстрее, чем при заложении листьев, что совпадает с выводами Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1967) для *Quercus robur* L. и Г. М. Борисовской (1972) для *Aesculus hippocastanum* L.

Проведенное исследование внутривидового формирования тканей в оси зачаточного побега подтверждает наличие ряда *Chimaphila—Orthilia—Pyrola—Moneses*. В этом ряду усиливается паренхиматизация надземной части побегов за счет разрастания паренхимы коры и сердцевин, что выявляется уже на уровне почки. У последних членов этого ряда — *Pyrola* и *Moneses* — в стеблях формируются более широкие сердцевинные лучи.

Приведем сравнительную морфолого-анатомическую характеристику исследованных видов растений.

Из них *Chimaphila umbellata* представляет собой самое высокое растение с длительной живущими скелетными осями. Боковые побеги образуются в пазухах листьев верхних частей растения (Шилова, 1960). В верхушечных вегетативных почках к концу лета кроме побега будущего года заложена только половина чешуй еще одного года, меньше, чем у остальных видов. Формирование почек возобновления у *C. umbellata* наиболее длительное (Катомина, 1994). В закончивших рост побегах различается наибольшее количество годичных колец, их значительная ширина и большой прирост ксилемы в стеблях (Колишук, 1968). В связи с большим количеством составляющих почку элементов в основании зачаточного побега формируется относительно широкое кольцо проводящих тканей. Однако ширина коры и сердцевин у *C. umbellata* меньше, чем у растений других видов.

Высота побегов и продолжительность жизни главных скелетных осей у *Orthilia secunda* меньше, чем у *Chimaphila umbellata*, но больше, чем у видов *Pyrola*. Ветвление главного побега возможно из почек, расположенных как в основании, так и в верхних частях растений (Шилова, 1960). В надземных и подземных частях побегов различимое количество годичных колец меньше, чем у *Chimaphila umbellata*, но больше, чем у видов *Pyrola* (Колишук, 1968). Этот вид занимает промежуточное положение по степени сформированности почек возобновления и продолжительности их формирования (Катомина, 1994). В основании зачаточного побега *Orthilia secunda* формируется довольно широкое кольцо проводящих тканей, чем она сходна с *Chimaphila umbellata*, но ширина коры и сердцевин больше (как у *Pyrola*).

По сравнению с предыдущими видами габитально *Pyrola minor* и *P. rotundifolia* имеют меньшие размеры и меньшую продолжительность жизни побегов. Ветвление происходит из почек, расположенных в нижних частях растений (Шилова, 1960). В стеблях различается меньшее количество годичных колец, чем у *Chimaphila umbellata* и *Orthilia secunda* (Колишук, 1968). Виды *Pyrola* характеризуются самой высокой степенью сформированности почек возобновления, коротким периодом заложения их элементов, самыми быстрыми темпами дифференциации тканей в оси зачаточного побега, а также большей шириной коры и сердцевин в оси побега.

Moneses uniflora — самое миниатюрное растение из исследованных видов с наиболее короткой продолжительностью жизни, отсутствием бокового ветвления, минимальным приростом ксилемы в стеблях. Дифференциация тканей в оси побега происходит быстрыми темпами. Для растений этого вида свойственно самое раннее обособление сердцевин в оси побега и формирование широких сердцевинных лучей.

Приведенная характеристика позволяет отнести *Chimaphila umbellata* к кустарничкам, *Pyrola minor*, *P. rotundifolia* и *Moneses uniflora* — к травянистым растениям. *Orthilia secunda* по одним признакам близок к *Chimaphila umbellata*, по ряду других — к видам *Pyrola*; эти данные позволяют присоединиться к мнению Н. В. Шиловой (1960) и считать жизненную форму этого вида промежуточной между кустарничками и травянистыми растениями.

Анатомическим критериям травянистых и древесных надземных побегов посвящено большое количество работ. Их анализ приведен в глубоком и детальном исследовании Л. Е. Гатцук (1976). Автор приходит к выводу о том, что на основании

только анатомического материала нельзя решать вопрос о жизненной форме растений. Сравнительное анатомическое исследование формирования тканей в оси зачаточного побега растений сем. *Pyrolaceae* выявило, что в этом семействе травянистые растения в отличие от кустарничков характеризуются более быстрыми темпами дифференциации тканей, большей паренхиматизацией оси и более широкими сердцевинными лучами в кольце проводящих тканей. Это убеждает в том, что при характеристике жизненных форм растений в небольших таксонах в спорных случаях важно привлекать в качестве дополнительных некоторые анатомические признаки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисовская Г. М. Связь между структурой конуса нарастания и листовыми органами конского каштана (*Aesculus hippocastanum* L.) // Вестн. ЛГУ. 1972. № 15. С. 34—41.
- Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Тр. МОИП. Отд. биол. Сер. бот. 1976. Т. 42. С. 55—130.
- Житков В. С. Величина основания листа как критерий для классификации форм филлотаксиса и характера метамерности побега цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 6. С. 802—822.
- Катомина А. П. Ритм заложения и рост годичных побегов грушанковых (*Pyrolaceae*) в таежной зоне // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 71—80.
- Колищук В. Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1029—1042.
- Кондратьева-Мельвилъ Е. А. Развитие структуры побега у однолетнего сеянца дуба *Quercus robur* L. // Докл. АН СССР. 1967. Т. 172. № 1. С. 214—217.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 122—134.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Хохряков А. П. Некоторые особенности морфогенеза среднерусских *Pyrolaceae* // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 361—364.
- Чернов Е. Г. Сем. Грушанковые — *Pyrolaceae* Lindl. // Флора Мурманской области. М.; Л., 1959. Вып. 4. С. 273—286.
- Шилова Н. В. Побегообразование и особенности жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Lindl. // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 6. С. 910—917.
- Шилова Н. В. Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера (Типы формирования вегетативных побегов у андромедовых). Л., 1967. 62 с.
- Esau K. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. 2. The first phloem and xylem // Amer. J. Bot. 1943. Vol. 30. N 3. P. 248—255.
- Louis J. L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes // Cellule. 1935. Vol. 44. P. 87—172.
- Priestley J. H., Scott L. J. The vascular anatomy of *Helianthus annuus* L. // Proc. Leeds Phil. and Lit. Soc. 1936. Vol. 3. P. 159—173.

Полярно-альпийский ботанический
сад-институт КНЦ РАН
Кировск

Получено 9 IX 1997

SUMMARY

The tissue differentiation inside the rudimental shoot axis of the 5 *Pyrolaceae* species is studied. The tissue differentiation occur more quickly in the period of scales appearance on apex then in the period of leaf appearance, but in this time cortex and pith are smaller in cell size. The data confirm the correlation of tissue differentiation speed and phyllotaxis. In the morphological line *Chimaphila—Orthilia—Pyrola—Moneses* increase of overground shoots parenchymatisation is shown. The author suggests the attraction of certain anatomical signs as the additional features in questions of definition of plant live form in small systematic groups.

© Н. В. Ившин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДВУХ ПОДВИДОВ *PLANTAGO MAJOR*
(*PLANTAGINACEAE*)N. V. IVSHIN. THE VARIABILITY IN THE TWO SUBSPECIES OF *PLANTAGO MAJOR* (*PLANTAGINACEAE*)

Проанализирована изменчивость по комплексу количественных признаков у средневозрастных генеративных растений двух подвидов *Plantago major* в 28 популяциях. По всем 11 изученным признакам у обоих подвидов межпопуляционные различия оказались высокосignификантными. Установлено, что *P. major* subsp. *major* оказался более изменчив, чем *P. major* subsp. *intermedia*, в основном за счет больших межпопуляционных различий и в незначительной степени — внутривидовых.

Ключевые слова: *Plantago major*, подвиды, изменчивость, популяции.

Подорожник большой *Plantago major* L. — поликарпический кистекорневой многолетник. Особи *P. major* имеют розеточные полициклические вегетативные побеги, в пазухах листьев которых развиваются безлистные генеративные моноциклические побеги-«стрелки», представленные гипоподием и соцветием простой колос. Растение обычно формирует один розеточный побег с яйцевидными черешковыми листьями (Серебряков, 1952: 157, 255, 297; Комарова, 1987). Значительно реже могут появляться розеточные побеги 2-го и 3-го порядков, что обычно бывает вызвано повреждением конуса нарастания или удалением листьев (Soecarjo, 1987). Это может происходить на всех этапах онтогенеза за счет возникновения дополнительных очагов меристемы и формирования придаточных почек (Жукова, 1983а, б).

Вид *P. major* политипический. Он имеет подвиды, 2 из которых широко распространены в Европе — subsp. *major* и subsp. *intermedia* (DC.) Arcang. (Цвелев, 1979). Последний иногда возводится в ранг вида — *P. uliginosa* F. W. Schmidt (Шипунов, 1996). Однако, на наш взгляд, вопрос о таксономическом ранге этой формы еще далек от разрешения. Несмотря на то что по правилам ботанической номенклатуры название subsp. *intermedia* следует считать приоритетным (поэтому далее в тексте используется именно это название), в большинстве европейских работ популяционно-биологической направленности (Plantago..., 1992) употребляется название subsp. *pleiosperma* Pilger (Pilger, 1937). Подвиды различаются по числу семян в коробочке и по форме ее крышечки, конически заостренной у subsp. *major* и закругленной у subsp. *intermedia*. По мнению большинства исследователей, растения с числом семян в коробочке менее 13 следует относить к subsp. *major*, а растения, имеющие в коробочке более 16 семян — к subsp. *intermedia* (Mølgaard, 1976). P. Mølgaard (1976) на большом материале подтвердил найденную ранее (Павлова, 1923) связь других признаков с числом семян в коробочке. Так, у растений subsp. *major* в отличие от subsp. *intermedia* более крупные семена, шов коробочки прикрыт чашелистиками, меньше значение отношения длины плодущей части соцветия к гипоподию, эрективные, а не простратные генеративные побеги, большее число жилок на листе, ровный, а не зубчатый край листовой пластинки, более широкая листовая пластинка. Растения subsp. *major* менее опушенные.

Генетические различия между подвидами обнаружены при исследовании изменчивости изоферментов (Van Dijk, Van Delden, 1981), при фингерпринтинге ДНК хлоропластов (Wolf, Schaal, 1992; Hooglander et al., 1993) и при фингерпринтинге ядерной ДНК (M13 минисателлитная проба) (Wolf et al., 1994). Различия между подвидами *P. major* всегда оказывались меньше, чем между близкими к нему видами этого же рода. По всей видимости, между subsp. *major* и subsp. *intermedia* есть экологическая изоляция, еще более выраженная, чем, например, между контрастными в экологическом отношении популяциями *Anthoxanthum odoratum* L. (Snaydon, 1973). Наблюдения в природе свидетельствуют о том, что subsp. *major* предпочитает вытапываемые территории, а subsp. *intermedia* — часто затопляемые берега водоемов (Adema, 1969; Blom, 1979; Mølgaard, 1976; Van Dijk, 1989). Вероятнее всего,

самые первые упоминания о связи *subsp. intermedia* с переувлажненными местообитаниями приводятся у А. Beguinot (1908, 1911). Выделенная им разновидность *subsp. P. major* var. *pauciflora* (Gilib.) Beg., являющаяся синонимом *subsp. intermedia*, встречалась в переувлажненных местах и на морских литоральных. Эксперименты показывают, что в отличие от *subsp. major* всходы *subsp. intermedia* в массе гибнут вследствие вытаптывания (Van Dijk, 1989), растения *subsp. intermedia* плохо регенерируют и обладают менее прочными на разрыв листьями (Engelaar, Blom, 1995). Л. А. Жуковой с соавт. (1996) в природных популяциях при помощи экологических шкал Л. Г. Раменского на большом числе геоботанических описаний показано количественно, что популяция *subsp. intermedia* в отличие от *subsp. major* характеризуются более высокими значениями увлажнения и переменности увлажнения почвы. Мозаичность среды по вытаптыванию и (или) увлажнению в местообитаниях *P. major* может приводить к образованию «смешанных» популяций *subsp. major* и *subsp. intermedia* (Глотов и др., 1998).

Целью настоящей работы было изучение популяционной изменчивости подвидов *P. major* в достаточно большом числе природных популяций из разных географических районов средней полосы России.

Материал и методика

Популяционные выборки были сделаны в июле—августе 1992—1993 гг. в контрастных местообитаниях *P. major* на территории Республики Марий Эл (18 популяций), Республики Татарстан (5 популяций), г. С.-Петербурга и его окрестностей (3 популяции), г. Пущино-на-Оке Московской обл. и его окрестностей (2 популяции).

В некоторых популяциях выборки брали неоднократно. Всего, таким образом, было получено 33 популяционные выборки. Растения собирали по трансектам так, чтобы расстояние между двумя взятыми особями было не менее 0.5 м. Для уменьшения онтогенетической неоднородности материала в анализе использовали только средневозрастные генеративные растения (Жукова и др., 1997).

Для исследования были выбраны следующие признаки.

1. Длина листовой пластинки.
2. Ширина листовой пластинки.
3. Произведение длины листовой пластинки на ширину. Далее в тексте — площадь листа.
4. Отношение ширины листовой пластинки к высоте от вершины листовой пластинки до самой широкой части листа. Далее в тексте — форма верхушки листа.
5. Отношение ширины листовой пластинки к расстоянию от основания листовой пластинки до самой широкой части листа. Далее в тексте — форма основания листовой пластинки.
6. Отношение ширины листовой пластинки к ее длине. Далее в тексте — отношение ширины листовой пластинки к длине.
7. Отношение длины черешка к длине листовой пластинки.
8. Общее число живых и мертвых листьев. Далее в тексте — число листьев.
9. Общее число полностью развившихся генеративных побегов. Далее в тексте — число генеративных побегов.
10. Число семян в коробочке. Проводили подсчет всех, в том числе и недоразвитых, семезачатков на свежем материале или на сохраненном при температуре -24°C . Из центральной части самого крупного соцветия брали 3 коробочки. После подсчета числа семезачатков вычисляли среднее на растение. Все операции проводились под бинокулярной лупой.
11. Форма края листовой пластинки. Далее в тексте — форма края листа. Признак оценивали качественно, т. е. в баллах (Mølgaard, 1976): 1 балл — с ровным или слабозубчатым краем, 2 — с зубчатым краем, 3 — с сильно зубчатым краем или с очень крупными зубцами при основании листовой пластинки (зубцы с перетяжкой у основания).

Все признаки (кроме признаков-пропорций) анализировали в логарифмической шкале. В работе вычисляли основные статистики, проводили анализ таблиц сопряженности, однофакторный дисперсионный анализ (Sokal, Rohlf, 1995). Для сравнения коэффициентов внутриклассовой корреляции в однофакторном дисперсионном анализе проводили z-преобразование и вычисляли ошибки (Животовский, 1979). Кроме

того, применяли корреляционный анализ (коэффициент ранговой корреляции Спирмена) и метод главных компонент (Дубров, 1978). Вычисления проводили при помощи программы Statgraphics 3.0 для DOS.

Результаты и их обсуждение

При определении подвидов считали, что растения со средним числом семян в коробочке 14 или меньше относятся к subsp. *major*, а больше 14 — к subsp. *intermedia*. Оказалось, что на одном и том же растении число семян в коробочке может быть как больше, так и меньше «пограничного» значения. Такие особи были обозначены как «промежуточные» со средним числом семян в коробочке, как у subsp. *major*, и со средним, как у subsp. *intermedia*, соответственно. В сводке данных (табл. 1) такие растения приведены отдельно.

Как видно из табл. 1, из 33 выборок в 10 присутствовали растения обоих подвидов. Выборки *Татарстан 3* и *Марий Эл 12*, вероятно, также представлены обоими подвидами (здесь требуется увеличение объема выборки).

Отдельно по подвидам для 9 популяционных выборок subsp. *major* и 10 популяционных выборок subsp. *intermedia* провели однофакторный дисперсионный анализ (неравномерный комплекс) по каждому из 10 изучаемых признаков, оценивавшихся количественно. У обоих подвидов по всем признакам обнаружались высокосignификантные межпопуляционные различия ($P < 0.01$ — 0.001). Далее вычисляли дисперсии, межгрупповую s^2 и внутригрупповую s^2 (табл. 2). При помощи F -отношения сравнивали соответствующие дисперсии у подвидов. Соответственно числа степеней свободы у subsp. *major* и subsp. *intermedia* были для s^2 — 8 и 9, а для s^2 — 228 и 214. По большинству признаков внутривидовая изменчивость (внутригрупповая дисперсия) у обоих подвидов не различается. Только по отношению длины черешка к длине листовой пластинки и по числу генеративных побегов subsp. *major* имеет большую внутривидовую изменчивость, чем subsp. *intermedia* (табл. 2). Возможно, это связано с гетерогенностью местообитаний по световым условиям: в экспериментах показано, что первый признак у subsp. *major* в гораздо большей степени изменяется под влиянием световых условий, чем у subsp. *intermedia* (Mølgaard, 1976). Межпопуляционная изменчивость (межгрупповая дисперсия) subsp. *major* по большинству признаков больше, чем у subsp. *intermedia*. Эта изменчивость одинакова у обоих подвидов по таким признакам, как форма основания листовой пластинки, отношение ширины листовой пластинки к длине и отношение длины черешка к длине листовой пластинки. Сравнение коэффициентов внутриклассовой корреляции r_w приводит к тому же выводу: subsp. *major* оказывается более изменчив, чем subsp. *intermedia*.

Судя по результатам дисперсионного анализа, имеет смысл использовать выборочные средние для сравнения подвидов по комплексу признаков. Выборки, состоящие из обоих подвидов, были разделены по подвидам. Выборки, представленные единственным подвидом, были оставлены без изменения. После этого средние вычисляли только для выборок с объемом наблюдений не менее 9. В результате имеем 18 выборок subsp. *major* и 19 — subsp. *intermedia*. Далее провели анализ главных компонент по выборочным средним, исключив число семян в коробочке из общего набора признаков. Признак «форма края листа», определявшийся качественно, также в анализе не использовался. Положение выборок subsp. *major* (белые кружки) и subsp. *intermedia* (черные квадраты) в плоскости первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) главных компонент показано на рисунке. Линиями соединены выборки из одной и той же популяции, т. е. где два подвида произрастают совместно. Цифрами на рисунке обозначены частоты растений с ровным или слабо зубчатым краем листа (против зубчатого и сильно зубчатого).

Только три выборки subsp. *major* (из популяций *Пушино 1*, *Пушино 2* и *Марий Эл 10*) выглядят на рисунке, как subsp. *intermedia*. Однако частота растений с ровным или слабозубчатым краем листа в этих выборках достаточно велика (0.750, 0.692 и 0.333 соответственно). Любопытно также, что в *Пушино 1* и *Пушино 2* все растения

ТАБЛИЦА 1

Подвидовая принадлежность популяционных выборок по среднему числу семян в коробочке

Популяции	Тип местообитания	Подвидовая принадлежность растений по среднему числу семян в коробочке (<i>M</i> — <i>subsp. major</i> , <i>I</i> — <i>subsp. intermedia</i>)			
		<i>M</i>	Промежуточные		<i>I</i>
			<i>M</i>	<i>I</i>	
Пушино 1	Луг	24	0	0	0
Пушино 2	Дорога	26	0	0	0
Марий Эл 1	Обочина дороги	27	0	0	0
Марий Эл 2	Дорога	35	0	0	0
Петербург 1	Поляна в парке	23	0	0	0
Петербург 2	Тропа в парке	26	2	0	0
Марий Эл 3	Дорога	17	2	0	0
Татарстан 1	Дорога через пастбище	23	8	0	0
Татарстан 2	Тропа	14	10	0	0
Марий Эл 4	Пастбище	20	2	1	0
Татарстан 3	Обочина дороги	8	0	0	1
Петербург 3	Песчаная дамба, берег моря	16	7	2	3
Марий Эл 5	Канавы на пастбище	12	1	0	3
Марий Эл 6	Пастбище возле поля	8	2	1	19
Марий Эл 7	Обочина дороги	48	5	0	12
Марий Эл 8/1*	Луг	9	3	0	6
Марий Эл 8/2	»	3	2	3	13
Марий Эл 9/1	Дорога	10	1	2	10
Марий Эл 9/2	»	10	6	4	6
Марий Эл 10	Край ржаного поля	9	0	1	9
Марий Эл 11	Тропа в ржаном поле	5	1	1	13
Марий Эл 12	Берег острова 1, р. Волга	1	0	0	25
Татарстан 4	Обочина дороги	0	1	0	10
Марий Эл 13/2	Песчаный пляж, р. Волга	0	0	2	28
Марий Эл 14/2	То же	0	0	2	24
Татарстан 5	Камышовое болото	0	0	1	27
Марий Эл 15/2	Песчаный пляж, р. Волга	0	0	1	27
Марий Эл 16	То же	0	0	5	36
Марий Эл 15/1	» »	0	0	0	13
Марий Эл 17	Берег острова 2, р. Волга	0	0	0	13
Марий Эл 14/1	Песчаный пляж, р. Волга	0	0	0	21
Марий Эл 13/1	То же	0	0	0	15
Марий Эл 18	Овсяное поле	0	0	0	9

Примечание. * — цифра за косой чертой означает номер выборки из той же популяции.

по числу семян в коробочке однозначно идентифицируются как *subsp. major* (выборочные средние 7.1 и 8.3 соответственно). В популяции *Марий Эл 10*, представленной обоими подвидами, только у одного растения (*subsp. intermedia*) из 19 число семян в разных коробочках варьировало в очень широких пределах: оно было как больше, так и меньше пограничного значения между подвидами (выборочные средние для подвидов в этой популяции 8.8 и 20.6). Таким образом, в трех популяциях при однозначной идентификации отдельных растений 2 подвидов по главному диагностическому признаку — числу семян в коробочке, по комплексу прочих признаков

ТАБЛИЦА 2

Сравнение подвидов *subsp. major* и *subsp. intermedia*: различия по внутри- и межгрупповой дисперсиям в однофакторном дисперсионном анализе

Признак	s_a^2			s_e^2			$r_w, \%$		
	<i>major</i>	<i>intermedia</i>	<i>P</i>	<i>major</i>	<i>intermedia</i>	<i>P</i>	<i>major</i>	<i>intermedia</i>	<i>P</i>
Длина листовой пластинки	0.215	0.039	0.010	0.050	0.053	0.332	81.2	42.2	0.007
Ширина листовой пластинки	0.257	0.037	0.004	0.054	0.058	0.307	83.7	39.3	0.002
Площадь листа	0.941	0.145	0.006	0.190	0.203	0.307	83.2	41.6	0.003
Форма верхушки листа	0.019	0.001	10^{-4}	0.021	0.017	0.056	46.2	6.8	0.002
Форма основания листовой пластинки	0.440	0.270	0.241	1.75	1.61	0.262	19.9	14.4	0.323
Отношение ширины листовой пластинки к длине	0.0013	0.0027	0.158	0.0089	0.0078	0.166	12.3	25.8	0.138
Отношение длины черешка к длине листовой пластинки	0.067	0.059	0.421	0.059	0.027	$<10^{-6}$	53.1	68.8	0.174
Число листьев	0.047	0.011	0.022	0.073	0.067	0.262	39.1	13.8	0.042
Число генеративных побегов	0.180	0.013	$3 \cdot 10^{-4}$	0.192	0.121	$3 \cdot 10^{-4}$	48.4	9.7	0.004
Число семян в коробочке	0.026	0.008	0.049	0.031	0.028	0.220	46.6	23.2	0.082

есть сходство с другим подвидом. В целом различия между подвидами в популяциях с их совместным произрастанием оказываются не хуже, чем между популяциями, представленными единственным подвидом.

Вклад главных компонент в общую дисперсию оказался таким, что первые четыре принимают на себя 92.1 %. Корреляции главных компонент с анализируемыми признаками показаны в табл. 3. При этом на первую главную компоненту приходится

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты корреляции главных компонент с изучаемыми признаками

Признак	Главные компоненты			
	I	II	III	IV
Длина листовой пластинки	0.92***	-0.43**	-0.10	-0.12
Ширина листовой пластинки	0.97***	-0.26	0.13	-0.05
Площадь листа	0.95***	-0.37*	0.01	-0.09
Форма верхушки листа	-0.24	0.53**	0.42*	-0.57***
Форма основания листовой пластинки	0.34*	0.11	0.48**	0.75***
Отношение ширины листовой пластинки к длине	0.13	0.50**	0.71***	0.06
Отношение длины черешка к длине листовой пластинки	0.74***	0.18	-0.21	-0.37*
Число листьев	-0.02	-0.78***	0.48**	-0.08
Число генеративных побегов	0.06	-0.90***	0.20	0.04
Число семян в коробочке	0.15	-0.63***	0.06	-0.02

Примечание. * — $P < 0.05$, ** — $P < 0.01$, *** — $P < 0.001$.

По форме края листа, которая оценивалась качественно, подвиды также различаются. Анализ таблицы сопряженности 3*37 (три градации признака, 37 выборок) показывает, что данные в высокой степени гетерогенны ($\chi^2 = 636.86$, $\nu = 72$, $P < 10^{-5}$). Объединяя выборки по подвидовой принадлежности, имеем: $\chi^2 = 263.94$, $\nu = 2$, $P < 10^{-5}$. Гетерогенность: $\chi^2 = 372.92$; $\nu = 70$; $P < 10^{-5}$, т. е. изменчивость в пределах каждого из подвидов очень велика. Это делает использование данного признака для разделения популяций по подвидовой принадлежности малоэффективным. Частота растений с ровным или слабозубчатым краем листа (против растений с зубчатым и сильно зубчатым краем) в выборках subsp. *major* колеблется от 0.065 (Татарстан 1) до 1.000 (Марий Эл 2, Марий Эл 3, Марий Эл 4, Марий Эл 6, Марий Эл 7). Последние составляют почти треть выборки этого подвида. В 4 выборках из 18 эта частота меньше 0.3 (Петербург 1, Петербург 3, Татарстан 1, Татарстан 2). Частота растений с ровным или слабозубчатым краем листа в выборках subsp. *intermedia* изменяется от 0.000 (Татарстан 4, Татарстан 5, Марий Эл 8/2, Марий Эл 10, Марий Эл 13/1, Марий Эл 14/1, Марий Эл 14/2, Марий Эл 15/1, Марий Эл 15/2, Марий Эл 16, Марий Эл 17) до 0.917 (Марий Эл 7). Первые составляют более половины выборок subsp. *intermedia*.

Выводы

По всем 11 изученным признакам у обоих подвигов *P. major* межпопуляционные различия высокосignификантны. Подвид subsp. *major* в отличие от subsp. *intermedia* оказался более изменчив главным образом за счет больших межпопуляционных различий и в гораздо меньшей степени — внутрипопуляционных. Исключение числа семян в коробочке — главного диагностического признака подвидов — из набора признаков почти не ухудшает разделения подвидов по популяционным средним. В популяциях с совместным произрастанием подвидов между subsp. *major* и subsp. *intermedia* различия не хуже, чем между популяциями, представленными единственным подвидом. Обнаружены популяции, где подвиды почти неразличимы по комплексу второстепенных диагностических признаков, однако подсчет числа семян в коробочке у растений в этих популяциях вполне решает проблему идентификации.

Автор выражает глубокую признательность Л. А. Жуковой и Н. В. Глотову за постоянное внимание к работе и всяческую поддержку; О. П. Ведерниковой, О. Е. Максименко, М. Г. Преображенскому, Л. Н. Денисовой, Е. Г. Кулаковой и Е. Е. Желонкиной, предоставившим свои полевые сборы; Н. Н. Цвелеву и Н. В. Абрамову за консультации по вопросам ботанической номенклатуры; В. П. Ившину, В. Л. Торопову и А. А. Поролло за предоставленный компьютер и консультации по работе с программами.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Госкомвуза Б-42-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глотов Н. В., Максименко О. Е., Балахонов С. В. и др. Пространственное распределение двух подвидов *Plantago major* L. (subsp. *major* и subsp. *pleiosperma*) в смешанных популяциях // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. С. 205—208.
- Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М., 1978. 135 с.
- Животовский Л. А. Оценка коэффициента внутриклассовой корреляции // Генетика. 1979. Т. 15. № 7. С. 1235—1242.
- Жукова Л. А. Подорожник большой (*Plantago major* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983а. Ч. 3. С. 39—42.
- Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983б. Т. 44. № 3. С. 361—374.
- Жукова Л. А., Ведерникова О. П., Файзуллина С. Я. и др. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология. 1996. № 6. С. 445—452.

Жукова Л. А., Глотов Н. В., Балахонов С. В. и др. Онтогенез подорожника большого (*Plantago major* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 121—132.

Комарова Т. А. О развитии розеточных побегов подорожника большого (*Plantago major* L.) // Бюл. МОИП. отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 97—102.

Павлова Н. М. О мелких систематических единицах сборного вида *Plantago major* L. в окрестностях старого Петергофа // Журн. Рус. бот. о-ва. 1923. № 8. С. 87—100.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Флора европейской части СССР. Т. 5. Л., 1981. 379 с.

Цвелев Н. Н. Заметки о роде подорожник (*Plantago* L.) в европейской части России // Новости сист. высш. раст. Л., 1979. Т. 16. С. 169—175.

Шипунов А. Б. О новых и редких видах рода *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) из различных регионов бывшего СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 3. С. 67—69.

Adema F. What is «*Plantago intermedia*»? // Gorteria. 1969. Vol. 4. N 12. P. 212—217.

Beguinot A. Il nanismo del genere «*Plantago*» e le sue cause // Nuovo Giorn. Bot. Italiano. 1908. Vol. 15. N 2. P. 205—306.

Beguinot A. Revisione monografica delle specie del genere «*Plantago*» // Nuovo Giorn. Bot. Italiano. 1911. Vol. 18. N 3. P. 320—353.

Blom C. Effects of trampling and soil compaction on the occurrence of some *Plantago* species in coastal sand dunes // Thesis Nijmegen University. 1979. 135 p.

Dijk H. van Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. 4. Ecotypic differentiation in *P. major* // Theor. Appl. Genet. 1989. Vol. 77. P. 749—759.

Dijk H. van, Delden W. van. Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. 1. Genetic analysis of the allozyme variation in *P. major* subspecies // Theor. Appl. Genet. 1981. Vol. 60. P. 285—290.

Engelaar W., Blom C. Effects of flooding and trampling on the performance of river foreland species of *Rumex* and *Plantago* // Acta Bot. Neerl. 1995. Vol. 44. N 3. P. 225—245.

Hooglander N., Lumaret R., Bos M. Inter-intraspecific variation of chloroplast DNA of European *Plantago* ssp. // Heredity. 1993. Vol. 70. P. 322—334.

Mølgaard P. *Plantago major* ssp. *major* and ssp. *pleiosperma*: morphology, biology and ecology in Denmark // Bot. Tidsskrift. 1976. Bd 71. H. 1—2. P. 31—56.

Niklas K. J., Owens T. G. Physiological and morphological modifications of *Plantago major* (*Plantaginaceae*) in response to light conditions // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 3. P. 370—382.

Pilger R. *Plantaginaceae* // Das Pflanzenreich. Regni veget. consp.. Leipzig, 1937. S. 39—56.

Plantago: a multidisciplinary study. Berlin, 1992. 362 p.

Snaydon R. W. Ecological factors, genetic variation and speciation in plants // Taxonomy and Ecology. London; New York, 1973. P. 1—29.

Soecarjo R. Apical dominance in *Plantago* species // Acta Bot. Neerl. 1987. Vol. 36. N 2. P. 214.

Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry. New York, 1995. 887 p.

Wolff K., Rogstad S., Schaal B. Population and species variation of minisatellite DNA in *Plantago* // Theor. Appl. Genet. 1994. Vol. 87. P. 733—740.

Wolff K., Schaal B. Chloroplast DNA variation within and among five *Plantago* species // J. Evol. Biol. 1992. Vol. 5. P. 325—344.

Марийский государственный университет
Йошкар-Ола

E-mail: botanica@margu. mari. ru

Получено 29 IV 1998

SUMMARY

The variability of the number of quantitative characters was analysed in middle-age generative plants of two *Plantago major* L. subspecies. 28 populations were surveyed. The inter-population variability within each subspecies in all 11 characters studied is of high significance. The higher variability of subsp. *major* in comparison with subsp. *intermedia* (DC.) Arcang. is due mostly to inter-but not intra-population variability. When the character seed number per capsule was excluded from the complex of characters, the inter-specific differences did not increase significantly. In the populations where both subsp. *major* and subsp. *intermedia* grow together, the sharpness of inter-specific differences is approximately the same as between «pure» populations, represented by a single subspecies.

© П. В. Куликов

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *GAGEA FRAGIFERA* S. 1. (*LILIACEAE*) НА УРАЛЕP. V. KULIKOV. ON THE DISTRIBUTION OF *GAGEA FRAGIFERA* S. 1. (*LILIACEAE*) IN THE URALS

Представлены сведения о распространении представителей комплекса *Gagea fragifera* s. 1. — *G. samojedorum* и *G. mirabilis* — на Урале. Приведены данные о новых находках этих таксонов на Южном Урале.

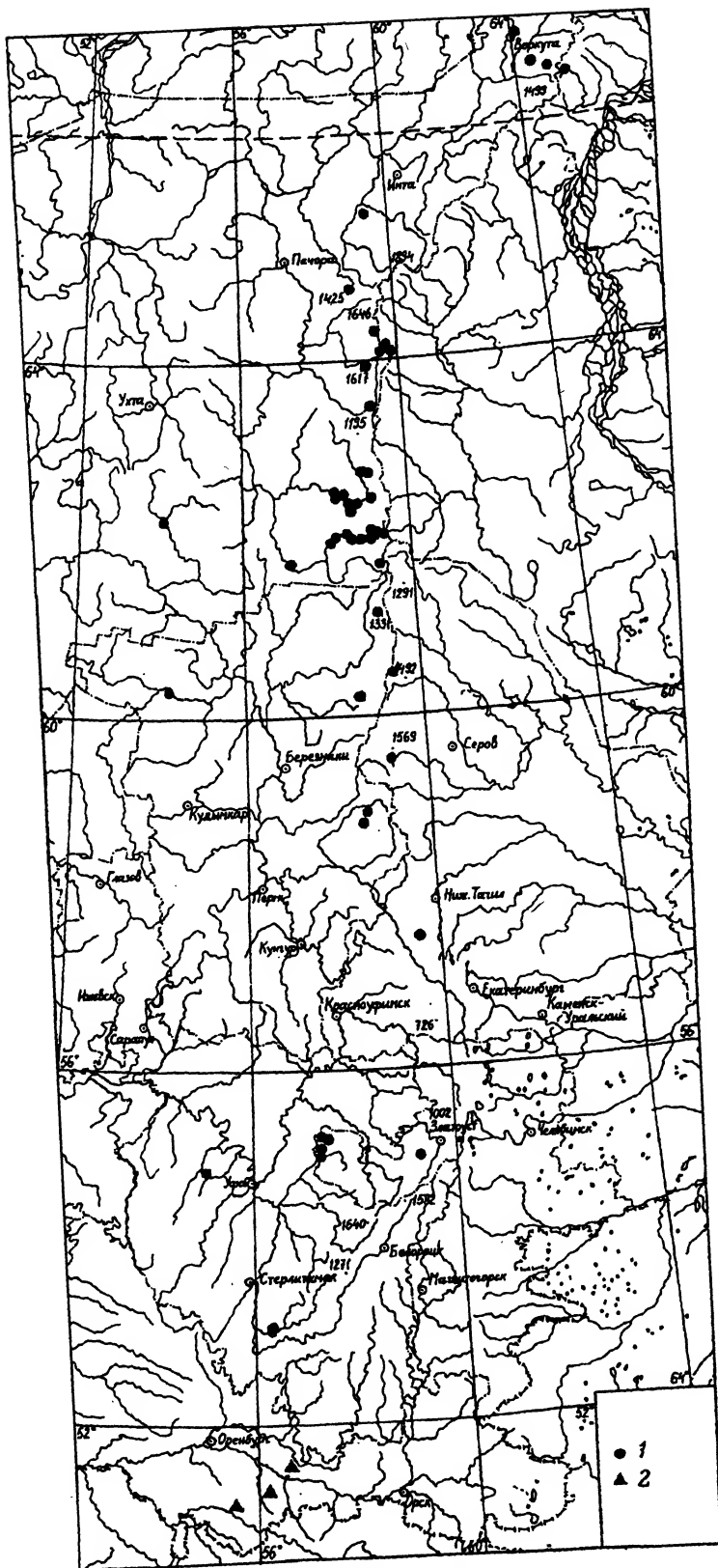
Ключевые слова: *Gagea fragifera*, Южный Урал.

Gagea fragifera (Vill.) E. Bayer et G. Lopez (*G. fistulosa* (Ramond ex DC.) Ker.-Gawl.) представляет собой сложный комплекс близкородственных таксонов, распространение которых связано главным образом с горными системами Северной Евразии — от Пиренеев до гор Западной Сибири. На Урале этот комплекс представлен *G. samojedorum* Grossh. (описан с горы Сабля на Приполярном Урале) и *G. mirabilis* Grossh. (описан из Мугоджар в Актыбинской обл. Казахстана) (Гроссгейм, 1935; Давлианидзе, 1979; Золотухин, 1987; Черепанов, 1995).

G. samojedorum до сих пор считался высокогорным эндемиком северной части Урала. Довольно немногочисленные находки его были связаны главным образом с горными районами Приполярного Урала (гора Сабля, верховья р. Сортыньи, приток р. Карасынг-Я, гора Туйден-Тумп по р. Торговой, хр. Педы-Из) и Северного Урала (гора Тельпос-Из, верховья р. Подчерема, Печоро-Илычский заповедник, хр. Еловский Урал близ горы Денежкин Камень, горы Кваркуш и Ишерим) (Красовский, Сквиорцов, 1960; Сергиевская, 1961; Игошина, 1966; Горчаковский, 1969; Кобелева, 1976; Золотухин, 1987; Белковская, 1990; Лавренко и др., 1995). Лишь в последнее время этот вид был найден на Полярном Урале (хребты Манита-Нырды и Енганэ-Пэ, р. Мал. Пайпудына) и на востоке Большеземельской тундры (окрестности г. Воркуты) (Кулиев, Морозов, 1988; Морозов, Кулиев, 1989), а также на Среднем Урале — в заповедниках «Басеги» (Баландин, Ладыгин, 1993) и Висимском (Нестерова и др., 1982) (последнее местонахождение до сих пор считалось наиболее южным). Вне высокогорий Урала он был обнаружен также в верхнем течении р. Вычегды («Помоздино, 6 VI 1930, А. Дедов, К. Шапаренко», LE) и у пос. Гайны на севере Пермской обл. (Овёснов, 1997) (см. рисунок).

G. mirabilis приводился для Урала в ряде флористических сводок (Гроссгейм, 1935; Станков, Талиев, 1949; Давлианидзе, 1979) на основании единственного экземпляра из окрестностей г. Уфы: «Уфимский у., близ д. Екатериновки, дно балки у ручья, 30 IV 1920, П. Овчинников» (LE) (ныне на территории Благоварского р-на Башкирии), впервые приведенного Е. И. Проскуряковым (1929) во «Флоре юго-востока европейской части СССР» под названием *G. liottardi* Roem. et Schult. (= *G. fragifera*). Как отмечалось еще А. А. Гроссгеймом (1935), этот экземпляр неполон, точное определение его невозможно и не исключена принадлежность его к *G. samojedorum*, а не к *G. mirabilis*. Так как, однако, никаких новых сведений о находках *G. mirabilis* на Южном Урале с тех пор не появилось, этот вид не был включен в оба издания определителя высших растений Башкирии (Лыпа, 1966; Хайретдинов, 1988).

В ходе полевых исследований на Южном Урале нами был обнаружен ряд местообитаний гусиного лука из комплекса *G. fragifera* s. 1., оказавшегося вполне идентичным образцам *G. samojedorum* с Северного и Приполярного Урала, имеющимся в гербарии Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН (SVER). В высокогорной части Южного Урала он встречается вдоль троп и временных водотоков на подгольцовых лугах хр. Зюраткуль (Саткинский р-н Челябинской обл.) на высоте около 900 м над ур. м. В западных предгорьях Южного Урала (в пределах широколиственно-лесной зоны) этот вид был найден нами в 4 пунктах Ашинского р-на Челябинской обл., расположенных в долине р. Аша — от окрестностей г. Аша до слияния рек Бол. и Мал. Аши. Здесь он встречается на лесных лугах и полянах,



Распространение
представителей
комплекса
Gagea fragifera s. l.
на Урале.

1 — *G. samojedorum*,
2 — *G. mirabilis*.

предпочитая переувлажненные участки у временных водотоков и у подножия склонов речных долин. Кроме того, в SVER был обнаружен экземпляр *G. samojedorum*, ранее собранный на территории Башкирии: «Башкирская АССР, около 10 км к западу от плотины Нугушского водохранилища, холмы между деревнями Хлебодаровка и Александровка, на полянах, чаще на местах выпаса, 6 V 1984, М. Князев» (SVER). Несомненно, к этому же виду относится растение, собранное П. Н. Овчинниковым близ Уфы, как это и предполагалось еще Гроссгеймом. Учитывая явно неполную изученность ранневесенней флоры Урала, можно считать *G. samojedorum* достаточно широко распространенным на Южном Урале, причем не только в высокогорьях, но и в предгорных и низкогорных районах западного макросклона в пределах широколиственно-лесной зоны. Следовательно, представление о том, что этот вид является высокогорным эндемиком северных районов Урала (Горчаковский, 1969), требует пересмотра.

Так как единственный гербарный экземпляр, на основании которого *G. mirabilis* приводился для Южного Урала, оказался в действительности относящимся к *G. samojedorum*, нуждается в уточнении вопрос о наличии *G. mirabilis* во флоре Урала в целом и о северном пределе распространения этого вида. Экземпляры *G. mirabilis*, собранные на территории Оренбургской обл., имеются в гербарии Института степи УрО РАН в г. Оренбурге («Бурлыкская степь, у р. Белоглинка, 18 V 1990, Н. Шевырѐва»). Наличие данного вида во флоре Оренбургской обл. было подтверждено М. С. Князевым, обнаружившим в 1998 г. еще два его местонахождения: «Холмы в 2—3 км к северо-западу от пос. Акбулак Акбулакского р-на Оренбургской обл., по правому берегу речки Белая (Акбулак) выше моста, 10 V 1998, М. Князев» (SVER); «Оренбургская обл., Акбулакский р-н, западные отроги горы Тумба (около 30 км к юго-западу от с. Беляевка), по ложкам близ пятен снега, 13 V 1998, М. Князев» (SVER). Экземпляры *G. mirabilis* из данных местонахождений четко отличаются от *G. samojedorum* более мелкими цветками (листочки околоцветника во время цветения 9—12 мм дл., а у *G. samojedorum* — 10—20 мм дл., обычно 14—18 мм дл.), более короткими цветоножками (во время цветения 15—25 мм дл., а у *G. samojedorum* 20—60 мм дл., обычно 30—40 мм дл.) и ярко-коричневой (а не темно-серой) окраской луковичных чешуй. Таким образом, комплекс *G. fragifera* s. l. представлен во флоре Урала двумя хорошо различимыми таксонами с разной зональной приуроченностью, ареалы которых разделены небольшим разрывом (не более 170 км), приходящимся на лесостепную и северную часть степной зоны (см. рисунок).

Автор выражает искреннюю признательность М. С. Князеву за предоставление информации о находках *G. mirabilis* в Оренбургской обл. и возможности ознакомиться с соответствующими гербарными экземплярами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баландин С. В., Ладыгин И. В. Сосудистые растения заповедника «Басеги» (Средний Урал). Пермь, 1992. Деп. в ВИНТИ 14.01.1993, № 76—В93.
- Белковская Т. П. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Пермской области // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1597—1602.
- Гроссгейм А. А. Гусиный лук — *Gagea* Salisb. // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 2. С. 61—112.
- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 268 с.
- Давлианидзе М. Т. Гусиный лук — *Gagea* Salisb. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 220—231.
- Золотухин Н. И. *Gagea* Salisb. — Гусинолук // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 49—54.
- Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 153—223.

- Кобелева Т. П. Сем. *Liliaceae* Juss. — Лилейные // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 106—117.
- Красовский Л. И., Скворцов А. К. Флора сосудистых растений заповедника «Денежкин Камень» // Тр. гос. заповедника «Денежкин Камень». 1960. Вып. 1. С. 23—86.
- Кулиев А. Н., Морозов В. В. Флористические находки на востоке Большеземельской тундры и на Полярном Урале // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 443—447.
- Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 256 с.
- Лыпа А. Л. Сем. Лилейные — *Liliaceae* Juss. // Определитель растений Башкирской АССР. Л., 1966. С. 135—145.
- Морозов В. В., Кулиев А. Н. О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и западном макросклоне Полярного Урала // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 339—350.
- Нестерова А. Н., Турков В. Г., Чуйко Н. М. К флоре сосудистых растений южнотаежного Среднего Урала // Биогеоэкологические исследования на Урале. Свердловск, 1982. С. 3—32.
- Овёснгов С. А. Флористические находки в Пермской области // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 91—97.
- Проскуряков Е. И. Гусиный лук — *Gagea* Salisb. — Флора юго-востока европейской части СССР. Вып. 3 / Тр. ГБС. 1929. Т. 40. Вып. 3. С. 341—346.
- Сергиевская Л. П. *Gagea* Salisb. — Гусиный лук // П. Н. Крылов. Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12, ч. 1. С. 3196—3197.
- Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1150 с.
- Хайретдинов С. С. Сем. Лилейные — *Liliaceae* Juss. // Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae* — *Fumariaceae*. М., 1988. С. 176—184.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 8 XII 1997

SUMMARY

Information about the distribution of the representatives of *Gagea fragifera* s. l. complex, namely *G. samojedorum* and *G. mirabilis* in the Urals is reported, including a number of new findings in the Southern Ural.

УДК 581.543 (477.75)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 5

© Т. Г. Ларина, А. Р. Никифоров, Д. И. Фурса

МАССОВОЕ ВТОРИЧНОЕ ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ ГОРНОГО КРЫМА В 1996 ГОДУ

T. G. LARINA, A. R. NIKIFOROV, D. I. FURSA. MASS SECONDARY FLOWERING OF PLANTS
IN THE MOUNTAIN CRIMEA IN 1996

Приведены сведения о вторичном цветении 150 видов крымской флоры и 9 видов-интродуцентов, зарегистрированных при маршрутном и стационарном (вдоль высотного профиля) обследовании Горного Крыма в необычных (исключительных) метеоусловиях лета—осени 1996 г. Установлено, что наиболее чутко реагируют на метеорологические флюктуации группы многолетних растений в составе пушистодубово-высокооможевеловых и крымскососновых лесов, а также петрофитной яйлинской степи. Среди вторичноцветущих растений преобладает тип настоящего вторичного цветения и сравнительно немногочисленные виды с продленным типом вторичного цветения. Выявлено, что среди повторно цветущих растений доминируют виды с переходным типом ареала, летне-зимнезеленые, поликарпики, ксеромезофиты, гелиофиты.

Ключевые слова: вторичное цветение, фенофазы, Горный Крым.

Вторичное цветение растений характерно для Горного Крыма, в особенности Южного бережья, поскольку этот район относится к области Средиземноморья (Малеев, 1940), где нередко осенью наблюдается благоприятное сочетание тепла и влаги.

Следует отметить, что вторичное цветение давно привлекает внимание ученых, тем не менее и в настоящее время нет однозначного объяснения этого интересного и важного в теоретическом и практическом отношении явления (Голубев, 1965, 1968). Ряд авторов предлагает называть вторичным цветением цветение новых побегов, которые нормально должны зацвести в следующем году, но цветут преждевременно (Илличевский, 1931, 1937; Серебряков, 1947; Белостоков, 1962, и др.). Цветение побегов, развивающихся как боковые на уже отцветших ветвях, Г. П. Белостоков (1962) предлагает называть добавочным, его называют также дополнительным. К этому же типу цветения, как указывает Р. В. Галушко (1980: 19), относятся растения, способные продлевать цветение «благодаря нарастанию и реализации верхушечной меристемы цветочного побега».

Подробную классификацию видов по признаку вторичного цветения разработал В. Н. Голубев (1965), который выделяет несколько биоморфологических типов вторичного цветения растений, в том числе: продленное цветение за счет развития новых побегов с цветками или отдельных цветков на побегах первой генерации текущего года (3 подгруппы); настоящее вторичное цветение, т. е. цветение побегов, которые при нормальном цикле развития зацветают лишь в будущем году (2 подгруппы); неотеническое цветение, когда в конце лета или осенью к цветению переходят молодые особи популяции, обычно зацветающие в более позднем возрасте. Следует указать, что настоящее вторичное цветение встречается достаточно редко, однако для Крыма этот тип цветения характерен. Более распространен тип продленного вторичного цветения, которое незаметно сливается с типом растянутого (длительного) цветения. Продленное вторичное цветение в Крыму можно наблюдать ежегодно. Неотеническое цветение отмечается изредка, главным образом у однолетников.

Зависимость ритма цветения от климатических факторов очевидна. Вместе с тем выделить воздействие конкретного фактора непросто, поскольку все они взаимосвязаны и взаимообусловлены. Количество осадков определяет влажность почвы, от которой в свою очередь зависит температурный режим, но однозначной корреляции роста и развития растений с температурой воздуха и почвы не наблюдается, так как необходимо учитывать запасы тепла и влаги.

Решающую роль для наступления сроков цветения, по мнению ряда авторов, играют суммы положительных температур. В связи с этим Г. П. Колобкова (1979) рассматривает 3 пространственных цикла ритмотипа: депрессивный, соответствующий криоморфным и гидроморфным местообитаниям; средний, соответствующий плакорам; экспрессивный, наблюдающийся в литоморфных и псаммофитных экотопах.

Для вторичного цветения растений, по данным многих исследователей, имеют решающее значение эффективные температуры осенних месяцев. В 1996 г. по данным метеостанции «Никитский сад» (208 м над ур. м.) в октябре на Южном Берегу Крыма (ЮБК) преобладала относительно холодная погода: за месяц отмечено 14 дней с температурой ниже 10 °С, а абсолютный минимум температуры воздуха составил 5 °С, но в ноябре и декабре на побережье, да и на всей территории Крыма, наблюдалась необычно теплая, солнечная погода. Днем на ЮБК воздух прогревался до 15—18 °С, за ноябрь и первую пятидневку декабря было 23 дня с температурами выше 15 °С, за это время накопилось 65° эффективных температур воздуха выше 10 °С. Устойчивый переход среднесуточных температур воздуха через 10 °С в сторону понижения наступил только 8 декабря, на целый месяц позже среднегодовых сроков.

После сильной воздушно-почвенной засухи, имевшей место на ЮБК летом 1996 г., когда за май, июнь и июль выпало всего 32 мм осадков на фоне повышенного температурного режима (такого жаркого июля за последние 25 лет не наблюдалось), растения испытывали острый дефицит влаги; причем весной, в марте, вегетация

возобновилась на 2 недели позже среднепогодных дат из-за холодной погоды. Таким образом, весенне-летний период 1996 г. не был благоприятным для вегетации растений в Горном Крыму, поэтому и цветение их было краткосрочным и слабо выраженным.

Оптимальное увлажнение почвы наблюдалось осенью этого года. В 3-й декаде августа на ЮБК установилась дождливая погода, которая продолжалась весь сентябрь. Только за последнюю декаду августа выпало 90 мм осадков, а за сентябрь — 157 мм. В сентябре дожди шли 24 дня подряд. Такого дождливого и пасмурного сентября на Южном берегу не наблюдалось за все годы существования агрометеостанции «Никитский сад», т. е. с 1929 г.

Получив в октябре, как указывалось выше, необходимую сумму пониженных температур и не полностью израсходовав биоресурсы цветения весной и летом, многие растения благодаря обычно теплой погоде ноября и оптимальному увлажнению почвы бурно возобновили осеннюю вегетацию и зацвели вторично.

Существует целый ряд растений, цветущих вторично каждый год. Как правило, это растения, у которых ритм роста и цветения строго не фиксирован, а в почках возобновления нет заранее сформированных соцветий и цветков (Голубев, 1968). Такие растения в Горном Крыму довольно многочисленны. В нижнем поясе гор Южного берега, по данным Н. Б. Беляниной (1967), они составляют около 60 % видового состава можжевельново-дубовых лесов и около 45 % видов соснового леса и яйлы. Против, растения со строго фиксированным ритмом роста и заложенными с осени в почках соцветиями и цветами цветут далеко не каждый год; обильное вторичное цветение этих растений всегда связано с особыми климатическими характеристиками года (Голубев, 1968). Количество таких растений увеличивается с высотой местности: в можжевельново-дубовых лесах их 38 %, а в сосновых лесах и на яйле — более 50 % видового состава (Белянина, 1967).

Большинство ученых давно обратили внимание на тот факт, что сроки прохождения фаз у растений зависят не только от климатических факторов. Более того, некоторые авторы (Галушко, 1980: 20) считают, что «наследственные свойства растений, их внутренняя ритмика, связанная с происхождением», суть основные факторы, обуславливающие вторичное цветение. В свою очередь Ф. Н. Русанов (1949) указывает на комплекс экологических условий как на одну из главных причин, поддерживающих непрерывность цветения. Повторное цветение рассматривают как реликтовое явление, проявляющееся в годы с ранней и теплой весной (Фридрих, 1936), или как «проявление приспособленности к былому развитию в более теплом климате третичного времени» (Голубев, Голубева, 1980: 22), или же как реверсию к непрерывному цветению (Головкин, Андреев, 1963). Как совершенно верно свидетельствует Н. Е. Булыгин (1979), проявление сезонной ритмики растений — это интегральное выражение сложного процесса взаимодействия между эндогенной ритмикой, которая определена генетически заданной программой и координируется гормонами, и ее экологическими модификациями в конкретных условиях внешней среды.

У большинства растений вторичное цветение отделено от нормального заметным промежутком времени. В 1996 г. в октябре наступила относительно холодная погода, осадков выпало меньше нормы, что и обусловило повсеместное завершение нормального цветения растений в Горном Крыму. Однако необычные метеоусловия этого года, охарактеризованные нами выше, вызвали небывало обильное вторичное цветение растений, которое у большинства повторно цветущих растений относится к типу настоящего вторичного цветения (Голубев, 1965, 1968; Голубева, Голубев, 1978).

В 1996 г. при маршрутном обследовании Горного Крыма мы наблюдали массовое вторичное цветение. Из числа средне- и позднелетних растений, цветущих обычно в июле—августе, в этом году в октябре—ноябре и начале декабря вторичное цветение (после завершения нормальных сроков) отмечено у следующих видов: *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Allium sphaerocephalon* L., *Althaea cannabina* L., *Anthemis monantha* Willd., *A. subinctoria* Dobrocz., *Astragalus onobrychis* L., *Carduus hamulosus* Ehrh.,

Centaurea salomnitana Vis., *Cephalaria demetreei* Borb., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *Coronilla varia* L., *Daucus carota* L., *Dianthus pseudarmeria* Bieb., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Inula ensifolia* L., *Leontodon crispus* Vill., *Linaria ruthenica* Blonski., *Melilotus officinalis* (L.) Poll.,¹ *Nepeta cataria* L., *Oberna cserei* (Baumg.) Ikonn., *Parietaria officinalis* L., *Pastinaca umbrosa* Stev. ex DC., *Pimpinella lithophila* Schischk., *Potentilla taurica* Schlecht., *Scariola viminea* (L.) F. W. Schmidt, *Sedum acre* L., *Trifolium repens* L., *Verbascum phlomoides* L. Повторно цвели в этом году и поздневесенне-среднелетние растения, которые обычно цветут в мае—июле: *Agrimonia eupatoria* L., *Anagallis foemina* Mill., *Anchusa italica* Retz., *Astragalus tauricus* Pall., *A. pallenscens* Bieb., *Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb., *Carduus nutans* L., *Chorisporea tenella* (Pall.) DC., *Cistus tauricus* C. Presl, *Colutea cilicica* Boiss. et Bal., *Consolida divaricata* (Ledeb.) Schröding., *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun., *Crepis micrantha* Czer., *C. pulchra* L., *Dianthus marschallii* Schischk., *D. pallens* Sibth. et Smith, *Falcaria vulgaris* Bernh., *Filago arvensis* L.,² *Genista albidula* Willd., *Helminthotheca echioides* (L.) Holub, *Hieracium procerum* Fries, *Inula germanica* L., *I. oculus-christi* L., *Kohlrauschia prolifera* (L.) Kunth, *Malva erecta* C. Presl, *Melilotus albus* Medik., *M. neapolitanus* Ten., *Polygala comosa* Schkuhr, *P. major* Jacq., *Psoralea bituminosa* L., *Rosa canina* L., *Rubus tauricus* Schlecht. ex Juz., *Scabiosa columbaria* L., *Scorzonera hispanica* L., *Seseli dichotomum* Pall. ex Bieb., *Sinapis arvensis* L., *Stachys iberica* Bieb., *Trifolium pratense* L., *Trinia kitaibeli* Bieb., *Verbascum ovalifolium* Donn ex Sims. Зафиксировано вторичное цветение и у весенне-раннелетних растений, цветущих обычно в апреле—мае — начале июня; такие виды относительно немногочисленны: *Lamium purpureum* L., но цветение у них отмечено весьма обильное, *Malus sylvestris* Mill., *Scorzonera crispa* Bieb., *Senecio vulgaris* L., *S. vernalis* Waldst. et Kit., *Prunus spinosa* L., *Taraxacum officinalia* Wigg., причем цветение яблони отмечено только на Карадаге (20—25 ноября), а цветение терна — как на Карадаге, так и в окрестностях с. Лавровое (ЮБК).

В числе вторично зацветших растений отмечен ряд видов, которые относятся к типу продленного вторичного цветения. Обычные сроки окончания цветения у этих растений — сентябрь, редко октябрь. В 1996 г. они цвели в октябре—ноябре: *Achillea nobilis* L., *Althaea cannabina* L., *Artemisia lerchiana* Web. ex Stechm., *Asperula stevenii* V. Krecz., *Astragalus varius* S. G. Gmel., *Berteroa incana* (L.) DC., *Cakile euxina* Pobed., *Campanula taurica* Juz., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Centaurea diffusa* Lam., *C. jacea* L., *C. sterilis* Stev., *Cichorium inthybus* L., *Cirsium laniflorum* (Bieb.) Fisch., *Crinitaria linoisyris* (L.) Less., *C. villosa* (L.) Grossh., *Datura stramonium* L., *Diploaxis muralis* (L.) DC., *D. tenuifolia* (L.) DC., *Echinops ritro* L., *Echium vulgare* L., *Glaucium flavum* Crantz., *Inula conyzia* DC., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Lactuca serriola* L., *Lapsana intermedia* Bieb., *Linaria concolor* Griseb., *L. pontica* Kuprian., *Malva ambigua* Guss., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Mercurialis annua* L., *Picris rigida* Ledeb. ex Spreng., *Polygonum aviculare* L., *Salvia nemorosa* L., *Scabiosa ucrainica* L., *Solidago canadensis* L., *Solanum zelenetzkyi* Pojark., *Sonchus oleraceus* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Teucrium chamaedrys* L., *Thymus callieri* Borb. ex Velen., *Veronica spicata* L. Отдельные виды из приведенного списка, а именно *Melandrium album* и *Campanula taurica*, обнаружены в цветущем состоянии 20 декабря.

Особо следует упомянуть некоторые растения-интродуценты, у которых также наблюдалось вторичное цветение в конце ноября 1966 г.: *Cercis siliquastrum* L., *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl., *Jasminum nudiflorum* Lindl., *Kolkwitzia amabilis* Graebn., *Laurocerasus officinalis* Roem., *Ligustrum vulgare* L., *Lonicera tatarica* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Weigela florida* (S. et Z.) A. DC.

¹ Названия видов приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981).

² Интересно отметить, что такие виды, как *Seseli dichotomum*, *Scabiosa columbaria*, *Oberna cserei*, *Polygala major*, обнаружены в цветущем состоянии 20 декабря 1996 г. на высоте около 600 м над ур. м., в сосновом лесу.

При стационарных наблюдениях (Голубев, 1989; Голубев, Никифоров, 1995а, б; Никифоров, 1995) за вторичным цветением растений в составе конкретных сообществ, представляющих основные типы растительности региона по высотному профилю Никитского хребта (350—1220 м над ур. м.), были установлены зависимость числа вторичноцветущих растений от их принадлежности к разным типам растительности и различная степень устойчивости этих сообществ к метеорологическим флюктуациям.

В составе пушистодубово-высокоможжевельного леса пик вторичного цветения растений пришелся на 3-ю декаду октября. В этот период здесь вторично цвели *Acachmena cuspidata* (Bieb.) H. P. Fuchs., *Achillea setacea*, *Acinos eglandulosus* Klok., *Agrimonia eupatoria*, *Anthemis subtinctoria*, *Arbutus andrachne* L., *Asperula stevenii*, *Bupleurum woronowii* Manden., *Cistus tauricus*, *Clinopodium vulgare* L., *Colutea cilicica*, *Convolvulus cantabrica* L., *Coronilla emeroides*, *C. varia*, *Euphorbia petrophila* C. A. Meý., *Fumana arabica* (L.) Spach, *Helianthemum canum* (L.) Baumg., *Jasminum fruticans* L., *Lapsana intermedia*, *Leontodon hispidus* L., *Melandrium album*, *Origanum vulgare* L., *Pimpinella lithophila*, *Plantago lanceolata* L., *Polygala major*, *Prunus spinosa*, *Rosa canina*, *Rubus canescens* DC., *Salvia tomentosa* Mill., *Scorzonera hispanica*, *Scutellaria albida* L., *Stachys iberica*, *Thezium arvense* Horvatovskyi, *Thymus callieri*, *Vicia ciceroides* Boiss. и др. (14 % от всех компонентов ценоза).

В составе крымскососнового леса пик вторичного зацветания и цветения растений был отмечен в 1-й декаде ноября. Здесь вторично зацвели *Agrimonia eupatoria*, *Alyssum obtusifolium* Stev. ex DC., *Asperula stevenii*, *Campanula taurica*, *Coronilla coronata* L., *Euphorbia petrophila*, *Origanum vulgare*, *Pimpinella lithophyla*, *Polygala major*, *Rosa canina*, *Rubus tauricus* Schlecht. ex Juz., *Salvia tomentosa*, *Scorzonera hispanica*, *Vicia cracca* L. (7 %).

В петрофитной степи оптимум зацветших растений сложился в 1-й — 2-й декадах ноября, когда зацвели *Acinos eglandulosus*, *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd., *Anthyllis biebersteiniana* Popl., *Asperula caespitans* Juz., *Bupleurum woronowii*, *Campanula taurica*, *Cerastium biebersteinii* DC., *Dianthus capitatus* Balb. ex DC., *Helianthemum stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozd., *Pimpinella lithophila*, *Polygala major*, *Sideritis catillaris* Juz., *Thymus pseudohumillimus* Klok. et Shost., *Trifolium pratense* (9 %). В это же время было отмечено зацветание *Kohlrauschia prolifera* — однолетника, цветение которого обычно фиксировалось во 2-й половине мая—начале июня, а весной 1996 г. не наблюдалось.

Вторичное цветение компонентов лиственных лесов верхнего пояса (восточнубукового, ясеневое), нагорной луговой степи, кохососнового леса отсутствовало. Таким образом, наиболее чутко реагируют на метеорологические флюктуации группы многолетних растений в составе пушистодубово-высокоможжевельных, крымскососновых лесов и петрофитной степи.

Осенью 1996 г. обратило на себя внимание сезонное развитие некоторых однолетних растений в составе пушистодубово-высокоможжевельного леса. Обычно начальный этап прорастания эфемеров по времени довольно неопределенен: после первых осенних дождей, при некотором понижении температуры в сентябре—октябре наблюдается несколько «волн» прорастания семян однолетников. Практически все проростки впоследствии гибнут в надземной части, а устойчивый переход большинства эфемеров к вегетации наступает лишь с началом влажного осеннего периода — в конце октября—ноября или даже в начале декабря. В это время прорастают большинство однолетних растений, которые активно формируют вегетативные розетки или безрозеточные побеги, накапливают биомассу, увеличивают ассимилирующую поверхность. В период похолоданий их развитие консервируется, а при резких и продолжительных потеплениях возобновляется. Наиболее рано зацветающие однолетники в составе сообщества — *Clypeola jonthlaspi* L., *Erophila praecox* (Stev) DC., *Veronica hederifolia* L. — отмечаются здесь уже в конце февраля—начале марта.

В условиях конца лета — начала осени 1996 г. первая «волна» проростков была отмечена 14—15 августа, а в 1-й декаде сентября прорастание однолетников приняло

массовый характер. Ускоренное развитие этих растений привело к аномально раннему зацветанию некоторых из них. Уже 19 ноября зацвел *Clypeola jonthlaspi*, 30 ноября — *Erophila praecox*. В 1-й декаде декабря эти виды цвели массово, вступили в фазу плодосозревания, а затем и диссеминации. Цветение указанных видов продолжалось с короткими перерывами (на время наиболее сильных морозов) всю зиму и захватило начало весны (до 15—16 мая); таким образом, продолжительность вегетации составила 9 мес, а цветения — 6 мес.

Зацветали осенью в составе указанного сообщества и другие однолетние растения: *Erodium cicutarium*, *Geranium purpureum* Vill., *Orlaya daucoides* (L.) Greuter, *Scandix pecten-veneris* L. Однако цвели они в числе 2—3 экземпляров и с наступлением холодов прекратили вегетацию.

Отметим также аномально раннее зацветание в составе этого же сообщества обычно зацветающего в конце февраля—начале марта вечнозеленого полукустарничка *Euphorbia rigida* Bieb. Осенью 1996 г. этот вид зацвел 30 ноября и продолжал цветение без перерыва до 6 мая.

Таким образом, осенью 1996 г. наблюдался не только всплеск вторичного цветения большой группы видов в составе различных по высотному расположению сообществ, но и аномально раннее начало цветения растений.

В заключение акцентируем внимание на том факте, что большую часть нашего списка повторно цветущих растений занимают виды с переходным типом ареала (30 %), а также с древнесредиземноморским (25 %) и голарктическим (25 %); значительна доля (17 %) видов с евразийским степным типом ареала (Рубцов и др., 1979). Приблизительно в таком же порядке распределяются виды всей флоры Крыма, за исключением того, что ведущее положение (32.5 %) занимают виды с древнесредиземноморским типом ареала, а за ними следуют виды с переходным (30 %), голарктическим (22 %) и евразийским степными типами ареала. Выдвижение среди повторно цветущих растений на первое место видов с переходным типом ареала, т. е. таких, у которых область распространения лежит в пределах 2 или даже 3 флористических (флорогенетических) областей, согласуется с указанием Голубева (1968) на многочисленность в Крыму растений вторичного цветения со строго фиксированным ритмом роста и цветения.

Проанализировав вторично цветущие растения по основным эколого-биоморфологическим показателям (Голубев, 1984), мы выявили, что по характеру вегетации они в подавляющем количестве относятся к группе летне-зимнезеленых (56 %), вдвое меньше среди них летнезеленых видов (29 %), остальные принадлежат к эфемероидам; по основной биоморфе среди вторичноцветущих видов преобладают поликарпические травы (56 %) и около 20 % приходится на многолетние или двулетние монокарпики, а 16 % составляют озимые однолетники;³ по водному режиму преобладают ксеромезофиты (45 %), которые с близкими к ним мезофитами составляют около 60 % от общего числа видов вторичноцветущих растений, причем настоящих ксерофитных видов (эуксерофитов) среди них мало (около 11 %). Приведенные цифры полностью отражают соотношения, существующие во флоре Крыма. Среди видов вторичного цветения зарегистрировано почти 65 % гелиофитов, наполовину меньше (34 %) насчитывается сциогелиофитов, единично встречаются гелиосциофиты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белостоков Г. П. Ритм сезонного развития растений полупустыни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 6. С. 68—80.

Белянина Н. Б. Ритм сезонного развития растений разных высотных поясов южного склона Крымских гор: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 24 с.

³ Во флоре Крыма озимые однолетники имеют более высокий процент, располагаясь на втором месте после монокарпиков.

Булыгин Н. Е. Биологические основы оценки влияния термического и других экологических факторов на сезонную ритмику древесных растений // Термический фактор в развитии растений различных географических зон: Материалы Всесоюз. конф. М., 1979. С. 1—14.

Галушко Р. В. О вторичном цветении древесных растений из Средиземья на Южном берегу Крыма // Бюл. ГНБС. 1980. Вып. 1 (41). С. 18—20.

Головкин Б. Н., Андреев Г. Н. Повторное цветение интродуцированных растений // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 1. С. 113—118.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Голубев В. Н. О вторичном цветении растений крымской яйлы // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1968. № 1. С. 67—70.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. М., 1984. 217 с. Деп. в ВИНТИ, № 5770—В84.

Голубев В. Н. К изучению эколого-биологической структуры растительных сообществ (на примере дубово-можжевеловых лесов Южного берега Крыма) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1140—1153.

Голубев В. Н., Голубева И. В. Особенности фенологического развития реликтового можжевелового леса на ЮБК // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных: Тез. докл. Всесоюз. конф. М., 1980. С. 21—23.

Голубев В. Н., Никифоров А. Р. Эколого-биологическая структура растительных сообществ хвойных лесов южного склона Главной гряды Крымских гор // Укр. бот. журн. 1995а. Т. 52. № 1. С. 19—24.

Голубев В. Н., Никифоров А. Р. Эколого-биологическая структура типов растительности прибрежного юго-восточного склона Никитской яйлы // Укр. бот. журн. 1995б. Т. 52. № 2. С. 186—193.

Голубева И. В., Голубев В. Н. Вторичное цветение растений Горного Крыма // Тр. ГНБС. 1978. Т. 74. С. 75—84.

Илличевский С. О. Две аномалии в цветении растений // Журн. рус. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 5—6. С. 387—401.

Илличевский С. О. О вторичном цветении растений // Сов. ботаника. 1937. № 4. С. 86—88.

Колобкова Г. П. Сезонное развитие растений и термический режим // Термический фактор в развитии растений различных географических зон. Материалы Всесоюз. конф. М., 1979. С. 27—28.

Малеев В. П. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи // Геоботаника. М.; Л., 1940. Т. 4. С. 136—252.

Никифоров А. Р. Цветение древесных растений в составе пушистодубово-высокоможжевелового леса на Южном склоне Никитского хребта // Проблемы дендрологии, садоводства и цветоводства: Тез. докл. междунар. конф. молодых ученых. Крым. Ялта, 1995. С. 28.

Рубцов Н. И., Привалова Л. А., Крюкова И. В. Географическая (ареологическая) квалификация видов флоры Крыма. М., 1979. 90 с. Деп. в ВИНТИ. № 1311—В79.

Русанов Ф. Н. Среднеазиатские тамариксы. Ташкент, 1949. 156 с.

Серебряков Н. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. 1947. № 6. С. 159—176.

Фридолин В. Ю. Дифференциальная фенология и исключительный 1934 год в Хибинской горной стране // Изв. ВГО. 1936. Т. 68. Вып. 1. С. 70—107.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 24 XI 1997

SUMMARY

Information is presented about secondary flowering of 150 Crimean mountain species and 9 introduced species induced by unusual weather in summer—autumn 1996.

© О. М. Афонина, И. Б. Кучеров

ФЛОРА ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ВНУТРЕННЕЙ ЧАСТИ ПЕРЕШЕЙКА ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА (РАЙОН АМГУЭМСКОГО МОСТА)

O. M. AFONINA, I. B. KUCHEROV. MOSS FLORA OF THE INNER PART
OF THE CHUKCHI PENINSULA ISTHMUS (THE VICINITIES OF THE AMGUEMA BRIDGE)

По данным полевых исследований 1969, 1990 и 1991 гг. составлен аннотированный список флоры листостебельных мхов района Амгуэмского моста (174-й км трассы Эвбекинот—Иультин) на перешейке Чукотского п-ова (170 видов). Дана детальная характеристика ландшафтной и ценотической приуроченности большинства видов листостебельных мхов; для редких видов приводится обзор их местонахождений в пределах Чукотского п-ова в целом. Рассмотрены результаты таксономического анализа бриофлоры.

Ключевые слова: бриофлора, Чукотский п-ов.

В результате многолетних ботанических исследований, проводившихся в Чукотской Арктике на протяжении последних десятилетий, получено достаточно полное (сравнительно с другими регионами) представление о растительном покрове этой территории. В настоящей работе сведены воедино данные о видовом составе и ценотической приуроченности листостебельных мхов одной из эталонных (как по своей природе, так и по степени изученности) территорий Центральной Чукотки — района моста через р. Амгуэму (174-й км трассы Эвбекинот—Иультин).

Рассматриваемый район расположен в среднем течении р. Амгуэмы, на перешейке Чукотского п-ова; геоморфологически относится к Анойско-Чукотской (Баранова, Бискэ, 1964) зоне области мезозойской складчатости. Суглинисто-щебнистые почвы низкогорий формируются на кислых песчаниках и сланцах нижнего триаса. В верхней части горных склонов наблюдаются интрузии гранодиоритов (крупноглыбовые россыпи и «валунные поля»). К подножию низкогорий примыкает останец древней высокой песчано-щебнистой террасы. Долина р. Амгуэмы представляет собой межгорную впадину; система береговых террас сформирована верхнеплейстоценовыми песчаными и песчано-галечными водно-ледниковыми отложениями. Выходов карбонатных пород нет.

Климат умеренно континентальный, холодный, умеренно сухой (Клюкин, 1970); среднегодовая температура воздуха равна -10.1°C , среднеиюльская — $+10.0^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков — 237 мм (Справочник..., 1966, 1968).

Флористически район относится к Амгуэмскому (переходному) округу Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978), геоботанически является анклавом подзоны южных гипоарктических тундр в окружении растительности южного варианта подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978), иначе — подзоны средних гипоарктических (типичных) тундр (Yurtsev, 1994). На плакорах преобладают кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*¹ с участием *Carex lugens*, гипоарктических кустарничков и мхов в сочетании с ивнячковыми и ерничковыми (*Betula exilis*) тундрами, ивнякам в депрессиях ложбин стока и травяно-гиновыми болотами (Александрова, 1977). В средней части склонов доминируют гипоарктокустарничковые, в верхней — сухие щебнистые кустарничковые, в особенности дриадовые (*Dryas punctata*) тундры. Южным склонам террас присущи кобрезиево(*Kobresia myosuroides*)-дриадовые тундры и участки криофитных степей (Юрцев, 1974, 1981; Кучеров, 1996). Более подробная характеристика растительного покрова данной территории неоднократно публиковалась ранее (Юрцев, 1970, 1974, 1981; Баландин, 1984; Козицкая, Разживин, 1985; Кожевников, 1989а, б; Kucherov, 1995; Кучеров, 1996).

¹ Номенклатура сосудистых растений приводится согласно списку Б. А. Юрцева и др. (1979).

Черты фитоценотической и флористической уникальности (и одновременно типичности) долины Амгуэмы не раз побуждали ученых к попыткам организации здесь заповедника (Крючков, 1973; Зыков, Нухимовская, 1979). Локальная флора (ЛФ) сосудистых растений насчитывает 388, лишайников — свыше 230 видов (Кучеров, 1993, 1996). Повышенный уровень видового разнообразия объясняется как зонально-климатической спецификой, так и ландшафтной гетерогенностью территории. Сказанное в полной мере справедливо и в отношении флоры листостебельных мхов, заслуживающей глубокого изучения и всестороннего анализа.

В основу приведенного ниже аннотированного списка флоры листостебельных мхов района 174-го км трассы Эгвекинот—Иультин легли материалы полевых исследований авторов в составе 2-й Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в 1969 г. (О. М. Афонина) и в 1990 и 1991 гг. (И. Б. Кучеров), включая сборы, хранящиеся в Гербарии споровых растений БИН РАН (LE), и данные геоботанических исследований (около 600 описаний растительности и флористических списков).

Семейства и роды в списке расположены в основном в соответствии со списком мхов территории бывшего СССР (Ignatov, Afonina, 1992); виды в пределах родов — в алфавитном порядке. Для каждого вида указаны частота встречаемости по 5-бальной шкале оценки (очень редко — 1—3 местонахождения; редко — 4—5 местонахождений; изредка — 6—10 местонахождений (вид встречается спорадически); часто — свыше 10 местонахождений; очень часто — вид встречается повсеместно), а также максимальное проективное покрытие (ПП) в процентах.² Как встречаемость, так и покрытие видов оценены для сообществ конкретных типов (групп типов) в пределах изучаемой территории. При отсутствии достоверных данных о ПП того или иного вида дается обобщенная оценка степени его доминирования. При характеристике экоценотической приуроченности видов в пределах Чукотского п-ова в целом, а также при указании иных местонахождений редких видов мхов на Чукотском п-ове использованы ранее опубликованные данные (Афонина, 1988, 1989).

Sphagnum arcticum Flatberg et Frisvoll. В кочкарной осоковой тундре; в понижениях между кочками; очень редко (собран один раз; определил (опр.) R. Gauthier).

S. balticum (Russow) Russow ex C. Jens. В сырых (кочкарноосоково-, пушицево-) багульниково(*Ledum decumbens*)-ерничковых сфагновых тундрах, на осоково-сфагновых болотах; часто, местами доминирует.

S. contortum Schultz. В кочкарных пушицево- и осоково-ерничковых сфагновых, сырых ивняковых (*Salix pulchra* s. l.) осоково(*Carex lugens*, *C. aquatilis* subsp. *stans*)-сфагновых, горных влажных евтрофных ивково(*Salix reticulata*)-осочково(*Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*)-моховых тундрах, в заболоченных ольховниках (*Alnus fruticosa*); часто. Изредка доминирует, чаще растет в примеси к другим видам мхов.

S. fimbriatum Wilson. В заболоченных ивняковых (осоково-)сфагновых тундрах речных террас Амгуэмы; редко, совместно с другими видами мхов.

S. girgensohnii Russow. В кассиопейных (*Cassiope tetragona*) и кочкарноосоково-чукчейниковых (*Salix tschuktschorum*) моховых горных (ПП до 40 %), багульниково-ерничковых моховых, ивняковых осоково-сфагновых тундрах, а также в заболоченных зарослях ольховника с покровом *Carex lugens* и гипоарктических кустарничков; на буграх, при основании кочек; очень часто, местами доминирует.

S. lenense H. Lindb. ex Pohle. В кочкарных пушицевых сфагновых тундрах; часто, местами доминирует.

S. perfoliatum L. Savicz. В мочажинах на осоково(*Carex rariflora*)-сфагновом болоте вдоль горного ручья; очень редко (собран один раз). Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окрестностей (окр.) оз. Аччен.

² «ПП+» означает «менее 0.5 %».

S. rubellum Wilson. В кочкарных осоково-кустарничковых моховых и болотистых ивняковых тундрах, в ольховниках, на осоково-сфагновых болотах; часто, совместно с другими видами *Sphagnum*.

S. squarrosus Crome. В сырых (осоково-)гипоарктокустарничковых моховых тундрах, на осоково (*Carex aquatilis* subsp. *stans*)-моховых болотах; часто, местами доминирует.

S. teres (Schimp.) Aongstr. ex Hartm. Как предыдущий вид, но изредка.

S. warnstorffii Russow. В (ивково-)осоково-моховых тундрах евтрофных шлейфов горных склонов (в том числе на пятнах вымокания); также в кочкарных пушицево-и осоково-кустарничковых тундрах; очень часто, местами доминирует.

Andreaea alpestris (Thed.) Schimp. В сырых горных кустарничково-разнотравно-моховых тундрах, изрезанных водотоками, где образует обширные чистые дерновины в промоинах; редко. В лишайниковой щебнистой горной тундре; очень редко, образует единичные чистые дерновинки; ПП+.

A. rupestris Hedw. var. *rupestris*. На камнях в чукчейвковой моховой горной тундре; очень редко, единичные дерновинки; ПП+.

A. rupestris var. *papillosa* (Lindb.) Podp. На камнях и щебне в различных вариантах горных тундр, чаще в дриадовых и лишайниковых тундрах зарастающих осыпей; часто, всюду ПП+.

Lyellia aspera (Hag. et C. Jens.) Frye. В чукчейвковой моховой горной тундре, в примеси к другим мхам; очень редко (собран один раз), ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. пос. Эгвекинот и Янракинот, районов среднего течения р. Эргувеем, оз. Иони, Гильмимлинейских горячих ключей и мыса Краузе.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. В щебнистых дриадовых, реже диапенсиевых (*Diapensia obovata*) тундрах, в сообществах щебнистых осыпей и «валунных полей» в горах, на песчаных склонах речных террас; в основном на участках микронарушений; изредка, ПП+.

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. В лишайниковых (на зарастающих осыпях), куртинных дриадовых и гипоарктокустарничковых горных тундрах; изредка, ПП ≤ 2 %. Также на галечниках низкой поймы, в ивняках *Salix krylovii* и полыньниках *Artemisia tilesii* на нивальном делювии при основании южных склонов речных террас (редко), в степях *Carex obtusata* (очень редко); ПП+.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. В чукчейвковых и кассиопейных (ПП до 20 %), дриадовых и ерничковых (ПП ≤ 1 %) тундрах; часто. Также в кочкарно-пушицевых и луговинных (*Carex podocarpa*) тундрах, в ивняках, ксерофитных осочниках *Carex rupestris*, на щебнистых осыпях в горах; изредка, ПП+.

P. fragile (Bryhn) Schljakov. В кассиопейных, чукчейвковых, кочкарнопушицевых моховых тундрах, на нивальных луговинах, в гемихионофитных и пойменных ивняках, заболоченных ольховниках; изредка, в примеси к другим мхам.

P. longisetum (Sw. ex Brid.) G. L. Sm. В приручьевых пушицево-осоковых (*Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*) моховых сообществах; редко; сопутствующий вид. На Чукотском п-ове в целом обычен также в (кустарничково-)осоково-моховых тундрах и в ольховниках.

Polytrichum commune Hedw. В ивняках, гемихионофитных луговых сообществах *Calamagrostis purpurea*, гипоарктокустарничковых тундрах террас р. Амгуэмы; изредка, ПП от + до 10 %.

P. hyperboreum R. Br. В гипоарктокустарничковых, особенно в брусничных (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) тундрах останца высокой террасы (ПП до 20 %), в ерничковых тундрах речных террас (до 6—8 %); очень часто. В кассиопейных тундрах (часто), также в дриадовых горных цельнопокровных, диапенсиевых, кочкарноосоково-кустарничковых моховых и гемихионофитных луговинных тундрах, на сырых каменистых осыпях (изредка); ПП ≤ 1 %.

P. jensenii Hag. В пойменных ивняках, вдоль водотоков, в сырых кочкарных и осоково-моховых тундрах; редко, в примеси к другим мхам.

P. juniperinum Hedw. В различных вариантах сухих и среднеувлажненных кустарничковых тундр, в ивняках *Salix krylovii*; часто; в бруснично-арктоусовых (*Arctous alpina*) и голубичных (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) тундрах достигает максимального ПП (5—7 %). Также на осыпях, песчаных склонах, в степях и на нивальных луговинах; изредка, ПП+.

P. piliferum Hedw. Характеризуется широкой амплитудой местообитаний (отсутствует лишь на песчаных склонах, в низкой пойме и близ ядер крупных снежников). Всюду очень часто, один из самых обычных видов. Характерен для всех стадий сукцессионного ряда сообществ щебнистых дриадовых горных тундр (Кучеров, 1996). ПП в (бруснично-)арктоусовых тундрах может достигать 3—6, в голубичных и луговинных (*Carex podocarpa*) — 6—8, в диапенсиево-кассиопейных тундрах и на осыпях в горах — 10 %; в сообществах иных типов вид малообилен (ПП $\leq$ 1 %).

P. strictum Brid. В сырых кочкарноосоково-типоарктокустарничковых (в том числе ивняковых), кассиопейных, чукчейковых, нивальных ивково(*Salix polaris*)-моховых тундрах, в заболоченных ольховниках; изредка, местами обильно (ПП до 8 %).

Psilopilum cavifolium (Wilson) Nag. На слабозаросших песчаных склонах (над)пойменных террас р. Амгуэмы; редко, ПП+. На Чукотском п-ове в целом характерен для эродированных мелкоземистых субстратов.

Funaria hygrometrica Hedw. На мелкоземе в ложбине стока по щебнистой осыпи береговой террасы; в полыннике *Artemisia tilesii* на нивальном делювии; очень редко (встречен дважды), ПП+. На Чукотском п-ове в целом тяготеет к участкам с нарушенным растительным покровом.

Aplodon wormskjoldii (Hornem.) Kindb. В различных местообитаниях на органическом субстрате; редко, ПП+.

Tetraplodon mnioides (Hedw.) B. S. G. Преимущественно на органическом субстрате в различных типах тундр, в зарослях кустарников, на скалах; редко, образует небольшие дерновинки (ПП+). Также в низкогорной мелкокуртинной голубично-дриадовой тундре по осыпи: очень редко (собран один раз), ПП 1 %.

T. paradoxus (R. Br.) Nag. На органических остатках животного происхождения в сырых кочкарных осоково-пушицевых и бугорковатых кустарничково-моховых тундрах; редко, ПП+.

T. urceolatus (Hedw.) B. S. G. На органическом субстрате в различных вариантах тундр, на скалах, каменистых склонах; редко, ПП+.

Encalypta affinis Hedw. f. На скалах, в ксерофитных группировках, на каменистых склонах, в каменистых кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах; редко, ПП+.

E. alpina Sm. В кобрезиево-дриадовой тундре высокой правобережной террасы р. Амгуэмы: очень редко (собран один раз), ПП+; вместе с *E. ciliata*.

E. brevicollis (B. S. G.) Bruch ex Aongstr. На мелкоземе в щебнистых дриадовых и арктоусовых тундрах террас и низкогорий (ПП+), в осочниках *Carex rupestris* и степях останца древней высокой террасы (ПП до 1 %); часто. На осыпях; очень редко, ПП+. Довольно редкий вид; на Чукотском п-ове известен также для района среднего течения р. Эргувеем, окр. оз. Аччен и Иони, Гильмимлинейских горячих ключей и с о-ва Аракамчечен.

E. brevipes Schljakov. На щебнистых осыпях и каменистых горных склонах (в том числе при повышенном уровне нивальности); редко, ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. Гильмимлинейских горячих ключей и с о-ва Аракамчечен.

E. ciliata Hedw. Там же, где *E. alpina*, совместно с ним: очень редко (собран один раз), ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. оз. Иони и Гильмимлинейских горячих ключей.

E. raptocarpa Schwaegr. В щебнистых дриадовых тундрах речных террас и низкогорий, в арктоусовых и типоарктокустарничковых тундрах высокой террасы, в полынниках и ивняках *Salix glauca* береговых склонов, на сухих щебнистых осыпях, на сусликовинах (всюду ПП $\leq$ 1 %), в степях (ПП до 2 %); очень часто.

Aloina brevirostris (Hook. et Grev.) Kindb. На мелкозем в ложбине стока по щебнистой полынной осыпи береговой террасы; также на солифлюкционном глинистом береговом склоне р. Амгуэмы; очень редко (собран трижды), всюду ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове ранее собран дважды в окр. пос. Янракинот.

Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen. В щебнистых (кобрезиево-)дриадовых, арктоусовых и гипоарктоустарничковых тундрах, в склоновых ивняках *Salix glauca*, тимьянниках и степях береговых террас; часто. Также на галечниках низкой поймы и в горной чукчейвковой тундре; очень редко. Обычно растет в примеси к другим мхам (ПП+).

Desmatodon latifolius (Hedw.) Brid. На склонах береговых террас на песке или мелкозем в кобрезиевых, тимьяно-вейниковых и криоксерофитнотравяных (*Carex rupestris*) сообществах; также в степях останца высокой террасы; изредка, ПП $\leq$ 1 % (обычно +). Среди камней на осыпях в низкогорьях; очень редко, ПП+. На Чукотском п-ове произрастает также в разнотравно-моховых тундрах, в нивальных сообществах и склоновых ивняках, однако в нашем районе в этих сообществах отмечен не был.

D. leucostoma (R. Br.) Berggr. На осыпи, зарастающей *Artemisia glomerata* и *A. kruhsiana*, в средней части склона береговой террасы; очень редко (собран один раз), ПП+. Довольно редкий вид; на Чукотском п-ове ранее собран из окр. поселков Янракинот, Инчоун и Уэлен, из района бухты Пенкигней и с мыса Краузе.

D. systylius Schimp. В цельнопокровных дриадово- и арктоусово-кобрезиевых тундрах и в осочниках *Carex rupestris* речных террас; редко, ПП $\leq$ 1 %. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также для мыса Краузе.

Didymodon icmadophilus (Schimp. ex C. Muell.) Saito. На кальцефитных склонах береговых террас: в разреженных и сомкнутых ивняках *Salix glauca* (ПП до 9 %), в сообществах *Carex rupestris* (3 %), в тимьяно-вейниковых сообществах и на глинистых солифлюкционных склонах (ПП+); редко. Довольно редкий вид; тяготеет к карбонатным скалам; на Чукотском п-ове известен также из окр. поселков Нунлигран и Лаврентия, с мыса Краузе и из района устья р. Чегитунь.

D. rigidulus Hedw. На солифлюкционном глинистом береговом склоне; также в куртинной полынно-ивковой (*Salix glauca* порослевой формы роста) группировке нижней (заливаемой паводком) части щебнистого берегового склона; очень редко (собран дважды), всюду ПП+. Редкий вид; ранее на Чукотском п-ове дважды собран со скал из окр. пос. Эгвекинот.

Stegonia pilifera (Brid.) Crum et Anderson. В степных сообществах речных террас; очень редко (собран трижды), ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. пос. Янракинот и района устья р. Чегитунь.

Syntrichia norvegica Web. В низкогорьях на скалах и в кустарничковых тундрах зарастающих осыпей; редко, всегда ПП+. Довольно редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. поселков Эгвекинот и Янракинот и с мыса Краузе.

S. ruralis (Hedw.) Web. et Mohr. Очень обычный вид «сухой» экологии. В степных (в широком смысле) сообществах (ПП 1—3 %), на сусликовинах (6—11 %) и склоновых луговинах *Galium boreale*, в полынных зарастающих осыпей (при этом отсутствует в ивняках *Salix glauca*) и на песчаных склонах береговых террас (ПП до 15 %); очень часто. Также в (кобрезиево-)дриадовых тундрах, на осыпях в низкогорьях; часто, ПП $\leq$ 1 %. В диапенсиевых, гипоарктоустарничковых, луговинных (*Festuca altaica*) тундрах террас, в полынных *Artemisia tilesii*; редко, ПП+.

Tortella fragilis (Hook. et Wilson) Limpr. В полынных *Artemisia kruhsiana* + *A. glomerata*, ивняках *Salix glauca* и степях *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* склонов береговых террас, в осочниках *C. rupestris* высокой террасы, в цельнопокровных (кобрезиево-)дриадовых тундрах и (особенно) кобрезиевых сообществах; часто, ПП $\leq$ 1 %. На осыпях в низкогорьях; очень редко, ПП+.

T. tortuosa (Hedw.) Limpr. В цельнопокровных и пятнистых (некриогенных; см.: Тихомиров, 1957; Кучеров, 1995; Кучеров, 1996) дриадовых и арктоусовых тундрах; редко. В склоновых ивняках *Salix glauca*, кассиопейных мохово-лишайниковых

тундрах речных террас; очень редко (собран трижды). Всюду ПП+. В низкогорьях не отмечен.

Tortula mucronifolia Schwaegr. В склоновых ивнячках *Salix glauca*, нарушенных голубичных тундрах, на солифлюкционных глинистых склонах береговых террас; в низкогорьях — в куртинных горных тундрах зарастающих щебнистых осыпей; редко, всюду ПП ≤ 1 %.

Grimmia affinis Hornsch. На камнях в горных лишайниковых и дриадовых тундрах; редко, ПП+.

G. donniana Sm. В низкогорной лишайниковой тундре по осыпи, на камнях вместе с *G. incurva*; очень редко (один сбор), ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. оз. Иони.

G. incurva Schwaegr. На камнях «валунных полей» и горных каменистых лишайниковых тундр; редко, всюду ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. пос. Эвбекинот.

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. На галечниках в низкой пойме, в гипоарктокустарничковых тундрах (ПП ≤ 2 %), склоновых полынных, ивнячках и степях береговых террас Амгуэмы (ПП+); часто. В сухих куртинных дриадовых, диапенсиевых и рододендроновых тундрах террас (в основном на песках и супесях), в низкогорных куртинных дриадовых тундрах и на щебнистых осыпях; редко, ПП+.

R. ericoides (Web. ex Brid.) Brid. В куртинной дриадовой тундре береговой террасы; очень редко (собран один раз), ПП+. На Чукотском п-ове в целом характеризуется более широким спектром местообитаний, присутствуя в различных вариантах кустарничково-моховых тундр, в ивняках, реже на останцах.

R. lanuginosum (Hedw.) Brid. В щебнистых лишайниково-моховых горных тундрах зарастающих осыпей (ПП 15—20 %), диапенсиевых, кассиопейных, чукчейков, арктоусовых и гипоарктокустарничковых (лишайниково-)моховых горных тундрах (ПП 6—9 %), между камнями «валунных полей»; очень часто; обычно выступает в качестве субдоминанта в моховом покрове. В ландшафте речных террас — в диапенсиевых тундрах, а также (на высокой террасе) в степных сообществах; часто, ПП 3—4 %. В горных дриадовых и во влажных кочкарноосоковых тундрах изредка; ПП ≤ 1 %.

R. panschii (C. Muell.) Kindb. В понижении на склоне увала; очень редко (один сбор; опр. А. Frisvoll, декабрь 1985 г.). Довольно редкий вид, на Чукотском п-ове известен также из окр. поселков Эвбекинот и Нуллигран и с мыса Краузе.

Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G. На камнях в ксеро- и мезофитных горных тундрах, на зарастающих осыпях (при различной степени нивальности), скалах и останцах; часто, ПП ≤ 1 %. На камнях по берегам ручьев; редко, ПП+. Растет небольшими дерновинками.

S. rivulare (Brid.) Podp. var. *latifolium* (Zett.) Crum et Anderson. Р. Амгуэма, на выступающих из воды скальных останцах; очень редко (собран один раз), вместе с *Hygrohypnum polare*.

S. strictum (Turner) Maortensson. В мезофитных куртинных кустарничковых горных тундрах зарастающих осыпей; редко, ПП ≤ 1 %.

S. tenerum (Zett.) Nyholm. На камнях в лишайниковой горной тундре зарастающей осыпи; очень редко (один сбор), ПП+, формирует небольшие плотные подушечки.

Fissidens osmundoides Hedw. На криотурбационных пятнах во влажной евтрофной ивково-осоково-моховой горной тундре; очень редко (один сбор), в примеси к *Campylium stellatum*. На Чукотском п-ове в целом произрастает также в хвощево-моховых ивняках.

Orthotrichum speciosum Nees. На камнях и щебне в горных куртинных дриадовых тундрах, также на галечных осыпях и в осочниках *Carex rupestris* речных террас; редко, ПП+.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. На эродированном субстрате в сухих (реже среднеувлажненных) щебнистых тундрах, ивняках *Salix glauca* и *S. krylovii*, группировках зарастающих осыпей и песчаных склонов речных террас, на сусликовинах;

очень часто. Обычно ПП+, однако в зоогенных сообществах ПП может достигать 4—5 %.

Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G. В сухих (кобрезиево-)дриадовых, рододендроновых (*Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*), влажных кальцефитных дриадовых тундрах, в ивняках *Salix glauca* и полынных (*Artemisia glomerata*, *A. kruhsiana*) зарастающих осыпей береговых террас, а также на солифлюкционных глинистых береговых склонах р. Амгуэмы; часто. ПП в среднем около 1 %, в рододендроновой тундре с участием *Betula exilis* — 4—5 %.

D. inclinatum (Hedw.) B. S. G. В цельнопокровной кобрезиево-дриадовой тундре береговой террасы; очень редко (один сбор), ПП+.

Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe. Вид с широкой экологической амплитудой, осваивающий практически все местообитания, кроме переувлажненных кисдо-диапсиновых, эрикоидно-кустарничковых горных и влажных евтрофных шлейфовых тундрах, в сообществах полынных и ивняков зарастающих осыпей и склонов береговых террас, а также степей; часто. ПП ≤ 2 %, в ксерофитных осочниках *Carex rupestris* — до 4 %.

Saetania glaucescens (Hedw.) Broth. В низкогорьях на щебнистых осыпях различной степени увлажнения и снежности; также в кобрезиево-дриадовых и диапсиновых тундрах береговых террас; редко, ПП ≤ 1 %. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также для мыса Краузе и окр. оз. Иони.

Angstræmia longipes (Somm.) B. S. G. В полынных *Artemisia kruhsiana* по зарастающей щебнистой осыпи в средней части склона береговой террасы р. Амгуэмы; очень редко (собиран один раз), ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также для бухты Пенкигней и окр. пос. Янракиннот.

Arctoa fulvella (Dicks.) B. S. G. В горных лишайниковых и кустарничковых кисдофитных тундрах зарастающих осыпей; редко, ПП+.

Cnestrum alpestre (Wahlenb.) Nyholm ex Mogensen. В касиопейных, ернических, голубичных и вороничных (*Empetrum subholarcticum*) тундрах останца высокой террасы р. Амгуэмы; изредка. Также в щебнистой багульниково-диапсиново-дриадовой горной тундре; очень редко (один сбор). Всегда в примеси к другим мхам; ПП+.

C. schistii (Web. et Mohr) Nag. На мелкозем в низкогорной мелкокуртинной голубично-дриадовой тундре по щебнистой осыпи; очень редко (один сбор), ПП+. Редкий вид; ранее на Чукотском п-ове собран лишь однажды из района Гильмимлинейских горячих ключей.

Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb. На мелкозем среди щебня в горных чукчейковых тундрах (ПП ≤ 2 %), ернических и голубично-дриадовых тундрах, между камней крупноглыбовых россыпей (ПП+); редко, растет мелкими плотными дерновинками.

C. tenellum (B. S. G.) Limpr. В дриадовых, бруснично-арктоусовых и багульниково-ерничковых тундрах останца высокой террасы; изредка. В низкогорьях — в гипоарктоустарничковых щебнистых тундрах и на осыпях различной степени увлажнения; редко. Всюду ПП+; растет небольшими дерновинками или в примеси к другим мхам.

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. В полынных и тимьяно-вейниковых (*Calamagrostis purpurascens*, *Thymus oxyodontus*) сообществах зарастающих осыпей береговых террас р. Амгуэмы; очень редко (собиран дважды), ПП+. На Чукотском п-ове в целом произрастает также в пойменных ивняках и в сырых моховых группировках вдоль водотоков.

Dicranella crispa (Hedw.) Schimp. На незадернованной почве по берегу ручья; очень редко (один сбор).

D. subulata (Hedw.) Schimp. В цельнопокровных кобрезиево-дриадовых и куртинных диапсиновых тундрах береговых террас; редко. В горных влажных дриадово-касиопейных, а также в сырых кочкарных осоково-моховых тундрах; очень редко. Всюду ПП+; растет небольшими дерновинками, чаще в примеси к другим мхам.

Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb. В низкогорьях на камнях щебнистых (ПП 1 %) и крупноглыбовых (ПП+) россыпей (в том числе в нивальных условиях); редко. Также в брусничных тундрах останца высокой террасы; очень редко, ПП+.

Dicranum acutifolium (Lindb. et H. Arnell) C. Jens. ex Weinm. В багульниково-ерничковых, кассиопейных моховых и горных нивальных ивково-моховых (ПП до 10 %) тундрах; часто. В дриадовых и диапенсиевых тундрах; изредка, ПП ≤ 1 %. В полинниках и тимьянниках зарастающих осыпей береговых террас р. Амгуэмы; очень редко, ПП+.

D. angustum Lindb. В диапенсиево-кассиопейных моховых (ПП ≤ 4 %), багульниково-ерничковых, горных нивальных, горных среднеувлажненных (мохово-) лишайниковых, заболоченных ивняковых осоковых сфагновых (ПП ≤ 1 %) тундрах; изредка. В диапенсиевых и горных цельнопокровных дриадовых тундрах в примеси к другим мхам; очень редко, ПП+.

D. bonjeanii De Not. В диапенсиево- и гипоарктокустарничково-кассиопейных моховых тундрах (ПП ≤ 2 %) и луговинных тундрах *Carex podocarpa* (ПП ≤ 1 %); изредка, в примеси к другим мхам.

D. congestum Brid. В различных вариантах кустарничковых тундр. Преимущественно в (диапенсиево-)кассиопейных и чукчейвковых моховых, а также в гипоарктокустарничковых тундрах; часто, ПП ≤ 8 %. Кроме того, в сухих дриадовых, арктоусовых и диапенсиевых, а также влажных кочкарноосоковых тундрах; часто, ПП ≤ 1—2 %. В степях останца высокой террасы; очень редко, ПП+.

D. elongatum Schleich. ex Schwaeg. Вид с широкой экологической амплитудой. В (диапенсиево-)кассиопейных, чукчейвковых и гипоарктокустарничковых моховых тундрах (ПП до 12 %), на кочках в кочкарноосоково- и кочкарнопушицево-кустарничковых тундрах (ПП до 1—3 %); очень часто. В сухих щебнистых тундрах, в ивниках *Salix glauca* и *S. krylovii*; изредка, ПП ≤ 1 %.

D. groenlandicum Brid. В низкогорной лишайниковой тундре по крупнокаменной осыпи; очень редко (собиран один раз); в незначительной (ПП+) примеси среди других видов *Dicranum*.

D. leioneuron Kindb. В щебнистых (кобрезиево-)дриадовых тундрах речных террас; очень редко (собиран дважды), в незначительной примеси к другим мхам.

D. majus Sm. В ерничково-гипоарктокустарничковых и сырых кочкарноосоковых моховых тундрах, в ивниках; редко, ПП ≤ 1—2 %.

D. spadiceum Zett. Вид с широкой экологической амплитудой. Часто выступает в роли субдоминанта в моховом покрове различных вариантов кустарничковых (преимущественно кассиопейных моховых (ПП 5—22 %) и горных нивальных ивково-моховых (ПП 20 %)) тундр. Встречается также в диапенсиевых, гипоарктокустарничковых, сухих лишайниковых, дриадовых и арктоусовых, среднеувлажненных луговинных и сырых кочкарных тундрах; часто, ПП ≤ 1—3 %. В степях, в ивниках *Salix glauca* и *S. krylovii*, в ольховниках изредка; ПП ≤ 1 %.

Kiaeria glacialis (Berggr.) Nag. В горных чукчейвковых и кассиопейных моховых горных тундрах; изредка, ПП до 11 %. В угнетенном состоянии в сухих щебнистых тундрах и на осыпях; редко, ПП+.

Oncophorus wahlenbergii Brid. В сырых (кустарничково-)кочкарных моховых тундрах низкогорий и террас, в горных чукчейвковых и кассиопейных моховых тундрах; часто, но малообильно (ПП ≤ 1 %). Также в евтрофных тундрах низкогорных шлейфов (в том числе на пятнах вымокания и морозного пучения) и в сообществах луговин *Calamagrostis purpurea*; редко, ПП+. Для сухих щебнистых тундр нетипичен.

Anomobryum julaceum (Gaerth. et al.) Schimp. На зарастающих осыпях береговых террас р. Амгуэмы — в тимьяно-вейниковом сообществе и в полинике *Artemisia kruhsiana*; очень редко (собиран дважды), всюду ПП+. Первые сборы с Чукотского полуострова; ранее вид был известен лишь по литературным данным для бухты Эмма (Куц, 1966).

Bryum argenteum Hedw. На эродированном субстрате в сообществах полынников *Artemisia kruhsiana* (ПП 2 %) и *A. tilesii* (3 %), на сусликовинах (ПП 1 %), в тимьянниках, на слабозаросших песчаных склонах (ПП+), очень часто. Также в дриадовых, арктоусовых, диапенсиевых и голубичных тундрах террас, на осыпях в низкогорьях; изредка, в виде примеси к другим мхам; ПП+.

B. caespitium Hedw. В приснежниковых сообществах южных склонов речных террас: собран в полыннике *Artemisia tilesii* с участием *Oxyria digyna* на щебнисто-мелкоземистом делювии при основании склона, в ивняке *Salix krylovii* и в луговинной тундре *Festuca altaica*; очень редко, ПП+.

B. cyclophyllum (Schwaegr.) B. S. G. (= *B. cryophilum* Maortensson). В заболоченных осоково-моховых тундрах *Carex aquatilis* subsp. *stans*, в сырых моховых группировках вдоль водотоков и в нивальных переувлажненных сообществах; очень редко, в примеси к другим видам мхов.

B. elegans Nees. ex Brid. В луговых сообществах *Calamagrostis purpurea*, в луговинных тундрах *Carex podocarpa* и *Festuca altaica*, в ивняках *Salix krylovii*, вороничных, голубичных и кассиопейных тундрах южных склонов речных террас, в ивово-моховых нивальных горных тундрах. Часто, но малообильно (ПП+); лишь в сообществах *Rubus arcticus* песчаных склонов террас ПП достигает 1 %. Отмечен на всех стадиях сукцессионного ряда тундровых луговин и гипоарктоустарничковых тундр на нивальном делювии. Также на галечниках низкой поймы; очень редко, ПП+.

B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al. В луговых сообществах *Calamagrostis purpurea* и ивняках *Salix krylovii*, в сырых ивняковых сфагновых тундрах и заболоченных тундрах с *Carex aquatilis* subsp. *stans*, на пятнах вымокания и морозного пучения в сырых евтрофных разнотравно- и ивово-осочково-моховых горных тундрах; часто, ПП $\leq$ 1 %. Также в чукчейковых горных тундрах; очень редко, ПП+.

B. rutilans Brid. В сообществе *Rubus arcticus* на эродированном песчаном склоне речной террасы; очень редко (собран один раз), ПП+. Для Чукотского п-ова ранее никогда не отмечался.

B. teres Lindb. В чукчейковых моховых, вороничных, нивальных ивово-моховых (*Salix polaris*)-моховых горных тундрах; редко, всюду ПП+.

Примечание. В сборах к геоботаническим описаниям 1990 и 1991 гг. присутствуют еще 3 вида *Bryum*. Один из них характерен в основном для луговинных, кассиопейных и вороничных тундр южных склонов террас (как и *B. elegans*), другой однократно встречен в багульниково-ерничковой тундре, третий тяготеет к эродированным субстратам в пределах широкого спектра местообитаний. Материал по этим видам находится в обработке; при подсчете видового богатства ЛФ они не учтены.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson. На мелкоземе в ложбине стока по щебнистой осыпи береговой террасы; очень редко (собран один раз), ПП+, вместе с *Funaria hygrometrica*. На Чукотском п-ове в целом произрастает на нарушенных участках тундр и на слабоэродированных субстратах по берегам водотоков.

Plagiobryum demissum (Hook.) Lindb. На скалах с мелкоземом, в евтрофных щебнистых разнотравно-моховых тундрах; очень редко, ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также для окр. оз. Аччен, Гильмимлинейских горячих ключей, поселков Янракинот и Инчоун, бухты Провидения.

Pohlia andrewsii Shaw. В ерничково-чукчейковых моховых (ПП 4 %), багульниково-ерничковых, диапенсиево-кассиопейных и лишайниковых горных тундрах, на щебнистых осыпях; часто, ПП $\leq$ 1 %. На Чукотском п-ове в целом произрастает также в бугорковатых и кочкарных осоково-моховых тундрах и на осыпях береговых террас. Ранее сборы этого вида публиковались как *P. camptotrachela* (Ren. et Card.) Broth. (Афонина, 1988, 1989), который, как показала ревизия, отсутствует в Арктике (Афонина, Czernyadyeva, 1995).

P. bulbifera (Warnst.) Warnst. На нарушенных участках и слабоэродированных береговых склонах; редко, ПП+.

P. cruda (Hedw.) Lindb. В (кобрезиево-)дриадовых (ПП 2 %), диапенсиевых, брусничных и багульниково-ерничковых тундрах террас, луговинных тундрах *Festuca*

altaica и ивняках *Salix krylovii*, горных кассиопейных и чукчейков моховых тундрах, на осыпях (всюду ПП $\leq 1\%$); часто. В осочниках *Carex rupestris*; очень редко, ПП+.

P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth. В куртинных диапенсиевых (ПП до 4%), чукчейковых, дриадовых и лишайниковых (ПП $\leq 1\%$) горных тундрах; изредка.

P. drummondii (C. Muell.) A. L. Andrews. В пойменных ивняках *Salix hastata* – *Anemone richardsonii*, в заболоченных ивняковых сфагновых тундрах и пойменных ольховниках, ерничковых тундрах, луговых сообществах *Calamagrostis purpurea* и луговинных тундрах *Carex rodoscampa*, ивково-моховых нивальных горных тундрах; часто, обычно в примеси к другим мхам.

P. filum (Schimp.) Maortensson. В полыннике *Artemisia tilesii* на нивальном делювии при основании южного склона террасы; очень редко (собиран один раз), ПП+. Довольно редкий вид; на Чукотском п-ове известен также для районов среднего течения рек Эргувеем и Гетлянен, окр. поселков Нунигран и Пинакуль, бухты Провидения.

P. nutans (Hedw.) Lindb. В диапенсиевых и кассиопейных (ПП до 5%), дриадовых, (бруснично-)арктоусовых, гипоарктокустарничковых, багульниково-ерничковых, луговинных (ПП $\leq 1\%$) тундрах, в луговых сообществах *Calamagrostis purpurea* и ивняках *Salix krylovii*, на осыпях в горах (ПП+); часто. Не отмечен в сообществах степей, пойм и влажных (кочкарных, щебнистых евтрофных) тундр.

P. prolifera (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell. На делювии и скалах с мелкоземом в условиях повышенной нивальности, в пойменных ивняках и сообществах *Wilhelmsia physodes*, на песчаных склонах террас с *Rubus arcticus*; также на слабозадернованных участках в каменистых и криотурбированных пятнистых тундрах; изредка, ПП+.

P. schimperi (C. Muell.) A. L. Andrews. В кассиопейных моховых (ПП 1%) и вороничных (ПП+) горных тундрах; очень редко (собиран дважды). В ландшафте речных террас не отмечен.

P. wahlenbergii (Web. et Mohr) A. L. Andrews (= *Mniobryum wahlenbergii* (Web. et Mohr) Jenn.). На нивальной луговине вдоль ручья близ впадения его в р. Амгуэму (массово), в ивняках *Salix krylovii* (ПП 2%); редко.

Cinclidium arcticum B. S. G. В различных вариантах влажных кустарничково-моховых тундр, в том числе на криотурбационных пятнах во влажной евтрофной ивково-осочково-моховой горной тундре; изредка, произрастает в смеси с другими мхами. В других районах Чукотского п-ова способен формировать почти чистые покровы.

C. subrotundum Lindb. В сырых кочкарных осоково-моховых и осоково-пушицевых сфагновых тундрах, в осочниках по берегам озер; редко, в примеси к другим мхам.

Cyrtomnium hymenophyllum (B. S. G.) Holmen. В евтрофных кустарничково-моховых тундрах, на задернованных участках скал, в пойменных ивняках, ольховниках по ложным стокам; изредка, в примеси к другим мхам либо образуя чистые дерновинки.

Mnium spinosum (Voit.) Schwaegr. В различных по влажности и (внутри)ландшафтной локализации вариантах дриадовых тундр; изредка. Также в степях *Helictotrichon krylovii* на высокой террасе; очень редко. Всюду ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. поселков Эгвекинот и Лаврентия и с мыса Краузе.

M. thomsonii Schimp. В куртинных и цельнопокровных сухих дриадовых тундрах террас; редко. Также в нивальной ивково-моховой горной тундре; очень редко, собран один раз. Всюду ПП+.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop. В луговом сообществе *Calamagrostis purpurea* с участием *Anemone richardsonii*; очень редко (собиран один раз), в примеси к другим мхам. На Чукотском п-ове произрастает в различных вариантах кустарничково-моховых и луговинных тундр, в ивняках и на замоховелых участках скал.

Rhizomnium andrewsianum (Steere) T. Кор. На пятнах вымокания и морозного пучения в сырых евтрофных разнотравно- и ивково-осоково-моховых горных тундрах, во влажных багульниково-ерничковых моховых тундрах; редко, в примеси к другим мхам.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. var. *palustre*. В кочкарных пушицевых, кочкарноосоково-кустарничковых моховых, сырых ивняковых кочкарноосоково-кустарничковых сфагновых тундрах, в заболоченных ольховниках, на осоково(*Carex rariflora*)-моховых болотах; часто, ПП до 7 %. В (кассиопейно-)гипоарктокустарничковых и чукчейковых моховых горных тундрах, в кобрезиево-дриадовых и луговинных (*Carex podocarpa*) тундрах и в ивниках *Salix krylovii*; редко, менее обильно, зачастую в незначительной примеси к другим мхам.

A. palustre var. *imbricatum* B. S. G. В гипоарктокустарничковых и кочкарнопушицево-кустарничковых сфагновых тундрах речных террас; очень редко, ПП+.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. Вид с широкой экологической амплитудой. Преимущественно в кассиопейных, диапенсиевых, чукчейковых, гипоарктокустарничковых, кочкарноосоково-кустарничковых моховых тундрах, в ивниках и ольховниках с моховым покровом; всюду очень часто. Может формировать практически чистые покровы (ПП до 100 %) либо выступать субдоминантом в моховом покрове (ПП 5—10 %). Также в сухих дриадовых и влажных евтрофных разнотравно-ивково-моховых тундрах, в полынных и ивняках зарастающих осыпей береговых террас; изредка, обычно в примеси к другим мхам, ПП ≤ 1 %. На галечниках низкой поймы и на щебнистых осыпях в горах; редко, ПП+.

Meesia triquetra (Richter) Aongstr. В сырых кочкарных и кустарничково-осоковых моховых тундрах, на осоково-моховых болотах, в моховых сообществах по берегам ручьев и озер; изредка.

M. uliginosa Hedw. В сырых кочкарных и кустарничково-осоковых моховых и в нивальных сфагновых тундрах, на пушицево-осоковых моховых болотах; изредка.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. На (пушицево-)осоковых (*Eriophorum angustifolium*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*) сфагновых болотах, в сырых осоково-моховых тундрах; часто, обычно в примеси к другим мхам.

Bartramia ithyphylla Brid. В горных чукчейковых (ПП ≤ 10 %) и лишайниковых (до 3 %), кассиопейных моховых, диапенсиевых, сырых кочкарноосоково-багульниковых моховых, нивальных ивково-моховых тундрах, на среднеувлажненных и сырых щебнистых осыпях и каменистых горных склонах (всюду ПП ≤ 1 %); часто. В целнопокровных дриадовых тундрах высокой террасы; очень редко, ПП+.

P. pomiformis Hedw. В горных чукчейковых и кассиопейных моховых и в гипоарктокустарничковых (ПП ≤ 2 %) тундрах; изредка. В лишайниковой горной тундре по осыпи; очень редко, ПП+.

Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. В горных чукчейковых и кассиопейных моховых тундрах; часто. В сухих куртинных дриадовых и рододендроновых, в гипоарктокустарничковых (в том числе с ерничком), ивняково-ерничковых, сырых кочкарноосоково-багульниковых моховых и нивальных ивково-моховых тундрах, на каменистых горных склонах среднего увлажнения; изредка. Всюду в малом обилии (ПП ≤ 1 %), в примеси к другим мхам.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. В кочкарноосоково-кустарничковых сфагновых тундрах и в склоновых ивниках речных террас; редко, в примеси к другим мхам.

P. tomentella Molendo. В ивниках (в том числе собран в куртинной полынно-ивковой группировке по зарастающей осыпи береговой террасы) и евтрофных кустарничково-моховых тундрах; редко, в примеси к другим мхам. В угнетенном состоянии между камней по берегу горного ручья; очень редко (один сбор), ПП+.

Plagiopus oederiana (Sw.) Crum et Anderson. В ксерофитном осочнике *Carex rupestris* останца древней высокой террасы; очень редко (сборан один раз), ПП+.

Timmia austriaca Hedw. var. *arctica* (Lindb.) H. Arnell. В багульниково-ерничковых и гипоарктокустарничковых тундрах; изредка, ПП до 5 %. В луговинных тундрах *Carex podocarpa* и в различных вариантах сухих дриадовых тундр; редко, ПП ≤ 1 %.

В ацидофитных диапсицевых, горных чукчейков и кассиопейных моховых тундрах; очень редко, ПП+.

Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr. В пойменных ивниках, в разнотравно-луговинных сообществах вдоль ручьев и в ивняково-разнотравно-моховых тундрах; изредка. В гипоарктокустарничковых тундрах и в степях *Carex obtusata* береговых террас; очень редко. Всюду ПП+.

Myurella julacea (Schwaegr.) B. S. G. В кустарничково-разнотравных моховых тундрах, на мелкозем в трещинах скал; также в куртинной полинно-ивковой группировке по осыпи береговой террасы; редко, ПП+; растет в примеси к другим мхам.

Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch. В сухих дриадовых тундрах, степях и осочниках *Carex rupestris*; часто, ПП $\leq 1\%$. В полинно-ивковых и редкотравных группировках зарастающих осыпей (редко), в кассиопейной моховой тундре (очень редко); ПП+.

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. В пушицево-осоковых (*Eriophorum angustifolium*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*) моховых болотах, по берегам озер и ручьев; часто, иногда образует сплошной (ПП 100 %) моховой ковер.

C. stramineum (Brid.) Kindb. В сырых (кустарничково-)кочкарных, ивняковых и гипоарктокустарничковых сфагновых тундрах, в заболоченных ольховниках и пойменных ивниках; часто. В кассиопейных тундрах и на нивальных луговинах; редко. Всюду ПП+; растет в незначительной примеси к сфагновым мхам.

Campylium polygamum (B. S. G.) C. Jens. В различных сырых (кочкарных, бугорковатых кустарничково-моховых, евтрофных криотурбированных) тундрах, в осоково-моховых группировках вдоль водотоков и вокруг озер; нередко.

C. stellatum (Hedw.) C. Jens. В ивниках и ольховниках вдоль ручьев, на сырых скалах, на криотурбационных пятнах во влажных евтрофных ивково-осоково-моховых горных тундрах; часто, местами доминирует.

C. zemliae C. Jens. В низкой пойме р. Амгуэмы: пересыхающая заиленная лужа, зарастающая *Eleocharis acicularis* и *Ranunculus reptans*; очень редко (собран один раз), совместно с *Drepanocladus sendtneri*. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. поселков Лаврентия и Пинакуль и из района Чаплинских горячих ключей.

Drepanocladus sendtneri (Schimp. ex C. Muell.) Warnst. В низкой пойме р. Амгуэмы, вместе с предыдущим видом; очень редко.

Hygrophynum polare (Lindb.) Loeske. На выступающих из воды скальных останцах на прибрежном мелководье р. Амгуэмы; очень редко (собран один раз), вместе с *Schistidium rivulare* var. *latifolium*.

Limprichtia cossonii (Schimp.) Anderson et al. (= *Drepanocladus intermedius* (Lindb.) Warnst.). В различных вариантах влажных евтрофных кустарничково-моховых тундр, в пойменных ивниках, нивальных сообществах, моховых сообществах вдоль ручьев; редко, в виде примеси среди других мхов.

L. revolvens (Sw.) Loeske (= *Drepanocladus revolvens* (Sw.) Warnst.). В сырых кочкарных (осоково-)пушицевых и горных евтрофных ивково-осоково-моховых (в том числе на пятнах вымокания и морозного пучения) тундрах; часто, местами доминирует. Также в нивальных тундрах, приручьевых ивниках, между камнями на влажных осыпях по берегам горных ручьев; изредка, ПП+.

Loeskyrnum badium (Hartm.) Paul. (= *Drepanocladus badius* (Hartm.) G. Roth). В сырых ивниках, евтрофных горных тундрах, кочкарных (пушицево-)осоковых тундрах; редко, в примеси к другим мхам.

Pseudocalliergon turgescens (T. Jens.) Loeske (= *Scorpidium turgescens* (T. Jens.) Loeske). В осоково-моховых зарослях по берегам тундровых озер, в сырых тундрах различной степени трофности; часто, местами доминирует.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske (= *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.). Очень обычный вид с широкой экологической амплитудой. Встречается в горных чукчейков и кассиопейных моховых тундрах (ПП до 11 %), в луговых сообще-

твах *Calamagrostis purpurea* (до 43 %), также в сырых кочкарных (пушицевых, осоковых) и (кочкарно-)гипоарктоустарничковых моховых, в мезофитных диапенсиевых и гемихионофитных луговинных тундрах, в нивальных и склоновых ивняках, заболоченных ольховниках, между камней на влажных осыпях (всюду ПП $\leq$ 1—3 %); очень часто. На галечниках низкой поймы, в полыньниках зарастающих осыпей береговых террас и в дриадовых тундрах; редко, ПП+.

Warnstorfia exannulata (B. S. G.) Loeske (= *Drepanocladus exannulatus* (Guemb.) Warnst.). На осоковых болотах *Carex aquatilis* subsp. stans, по берегам ручьев и тундровых озер, в кочкарных тундрах; часто; на болотах *C. aquatilis* subsp. stans может доминировать, образуя сплошной моховой ковер.

W. fluitans (Hedw.) Loeske (= *Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst.). На осоковых болотах *Carex aquatilis* subsp. stans, по берегам ручьев и тундровых озер; часто, местами доминирует, заполняя мочажины и наплывая на открытую воду.

W. sarmentosa (Wahlenb.) Hedenaes (= *Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb.). В сырых евтрофных разнотравно- и ивово-осочково-моховых горных тундрах, в том числе на пятнах вымокания и морозного пучения с *Eriophorum callitrix* и *E. triste*; часто, местами доминирует (ПП до 95—98 %). В заболоченных осоковых моховых (в том числе ивняковых) тундрах, на осоковых болотах *Carex aquatilis* subsp. stans, вдоль ручьев и по берегам озер (изредка), в кочкарных тундрах (редко), совместно с другими видами мхов.

Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde. В полынно-ивковых сообществах и ивняках *Salix glauca* осыпей и склонов береговых террас; изредка, в незначительной примеси к другим мхам (ПП+).

B. plumosum (Hedw.) B. S. G. В низкогорьях на щебнистой осыпи средней степени увлажнения; очень редко (собиран один раз), ПП+. Редкий вид; ранее на Чукотском п-ове собран лишь однажды на сырых скалах близ пос. Эгвекинот.

B. salebrosum (Web. et Mohr) B. S. G. В гемихионофитных нетундровых сообществах (ивняки *Salix krylovii*, луга *Calamagrostis purpurea*, полыньники *Artemisia tilesii*); изредка. На сусликовинах; очень редко. Всюду ПП+.

B. trachypodium (Brid.) B. S. G. На мелкоземме между камней в сухой куртинной дриадовой горной тундре по щебнистой (некарбонатной!) осыпи; очень редко (собиран один раз; опр. М. С. Игнатов), ПП+. Редкий вид; ранее на Чукотском п-ове был собран единственный раз с карбонатных скал в районе среднего течения р. Гетлянен.

B. udum (Hag.) Hag. В сырой ивняковой (*Salix pulchra*) осоковой (*Carex aquatilis* subsp. stans) моховой горной тундре; очень редко (один сбор), ПП+.

B. velutinum (Hedw.) B. S. G. В дриадовой дернине в различных вариантах дриадовых тундр; также в криоксерофитнотравяных сообществах *Carex rupestris* речных террас, на скалах и щебнистых осыпях среднего увлажнения в низкогорьях; изредка, ПП+.

Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn. В различных вариантах сухих (кобрезиево-) дриадовых тундр; часто. Отмечен на всех стадиях сукцессионного ряда сообществ дриадовых тундр низкогорий (Кучеров, 1996). В диапенсиевых тундрах и горных лишайниковых тундрах зарастающих осыпей; редко. В чукчейвовых и нивальных ивово-моховых горных тундрах; очень редко. Всюду ПП < 1 %; растет в дриадовой дернине либо в примеси к другим мхам.

Tomentopnum nitens (Hedw.) Loeske. Во влажных евтрофных ивово-осочково- и дриадово-моховых горных (шлейфовых) тундрах; очень часто, выступает в качестве (суб)доминанта в моховом покрове. Также в горных кассиопейно-диапенсиевых (ПП 7 %), в заболоченных осоково-ерниковых и (кочкарноосоково-)гипоарктоустарничковых моховых тундрах, в склоновых багульниково-ерниковых ивняках (*Salix glauca*) и ольховниках (всюду ПП $\leq$ 1 %); часто. В куртинных дриадовых горных тундрах, в ивняках *S. glauca* зарастающих осыпей береговых террас, между камней в ландшафте крупноглыбовых россыпей; редко, в незначительной примеси к другим мхам (ПП+).

Entodon concinnus (De Not.) Paris. Во влажной евтрофной разнотравно-моховой горной тундре, также на глинистом солифлюкционном склоне береговой террасы; очень редко (собиран дважды), ПП+.

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats. На скальных останцах и среди крупных камней по берегу ручья в распадке горного склона; очень редко (собиран дважды), ПП+.

P. denticulatum (Hedw.) B. S. G. На пятнах морозного пучения во влажной евтрофной ивково-осочково-моховой горной тундре, также между камней в лишайниковой горной тундре по щебнистой осыпи; очень редко (собиран дважды), ПП+.

Hypnum cupressiforme Hedw. В различных вариантах сообществ низогорных щебнистых осыпей, в сухих дриадовых тундрах, в степях *Helictotrichon krylovii* останца высокой террасы; часто. В горной ерничково-чукчейвковой моховой тундре; очень редко. Всюду ПП+.

H. holmenii Ando. В (гипоарктокустарничково-)кочкарнопушицевых сфагновых и нивальных ивково-моховых тундрах; часто, ПП+.

H. lindbergii Mitt. По берегам рек и ручьев, в пойменных ивняках; единично на низогорных щебнистых осыпях средней степени увлажнения; изредка, ПП+.

H. plicatulum (Lindb.) Jaeger. В горных (багульниково-)диапенсиевых, кассиопейных и (ерничково-)чукчейвковых моховых тундрах, на осыпях средней степени увлажнения; часто; всюду растет в виде единичной примеси к другим мхам (ПП+).

H. revolutum (Mitt.) Lindb. В (кобрезиево-)дриадовых тундрах, в степных сообществах и на сусликовинах; часто, ПП $\leq$ 2 %. Также в диапенсиевых тундрах, в полынных осыпях береговых террас, на песчаных и глинистых береговых склонах, в ивняках *Salix glauca*; редко, ПП+. В низогорьях отмечен на щебнистых осыпях, в лишайниковых (изредка) и чукчейвковых (очень редко) тундрах; ПП+.

H. subimponens Lesq. На каменистых склонах, в кустарничково-разнотравных моховых тундрах; редко, ПП+.

H. vaucheri Lesq. В различных вариантах куртинных (лишайниково-)дриадовых тундр; редко. В сообществах полынных осыпей береговых террас; очень редко. Всюду ПП+.

Isopterygiopsis muelleriana (Schimp.) Iwats. В сообществе сухой кобрезиевой луговины береговой террасы р. Амгуэмы; очень редко (один сбор), ПП+. Редкий вид; на Чукотском п-ове известен также из окр. пос. Эгвекинот и из района Гильмимлинейских горячих ключей.

I. pulchella (Hedw.) Iwats. В горных (диапенсиево-)дриадовых тундрах, в рододендроновых тундрах, на осыпях; изредка. В ерничково-чукчейвковой тундре; очень редко. Всюду ПП+; растет в дриадовой дернине либо в качестве примеси к другим мхам.

Orthothecium chryseon (Schwaegr. ex Schult.) Schimp. В сырой евтрофной разнотравно-моховой горной тундре (характерная стация данного вида на Чукотском п-ове), также в куртинной полынно-ивковой группировке осыпи береговой террасы; очень редко (собиран дважды), всюду ПП+.

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. var. *obtusifolium* (Geh.) Paris. Вид с широкой экологической амплитудой. Встречается в кассиопейных (ПП до 15 %), чукчейвковых (3—6 %) и буторковатых кустарничково-моховых (5 %), также в диапенсиевых, горных арктоусовых, (кочкарноосоково-)гипоарктокустарничковых, кочкарнопушицевых, нивальных, заболоченных ивняковых тундрах (всюду ПП $\leq$ 1—2 %); очень часто. В дриадовых тундрах изредка; ПП+. Для нетундровых сообществ нетипичен, отмечен лишь на влажных осыпях и на галечниках низкой поймы; очень редко, ПП+.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. В (дриадово-)диапенсиевых и гипоарктокустарничковых тундрах, на осыпях в низогорьях, в мшистых ольховниках; изредка, растет в примеси к другим мхам (ПП+).

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. В (кобрезиево-)дриадовых, диапенсиевых и гипоарктокустарничковых (ПП до 10 %), (бруснично-)арктоусовых (до 8 %), влажных евтрофных дриадовых (20 %) тундрах, в степных сообществах и на сусликовинах (до 4 %), на осыпях (до 5—7 %); очень часто. Также в чукчейвковых, кассиопейных

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства некоторых локальных флор листостебельных мхов Чукотского п-ова

Семейство	Локальные флоры										Чукотский п-ов в целом	
	174-й км		Эгвекино́т		Чегитунь		Эргувеем		Инчоун			
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Dicranaceae</i>	21	I	18	I—II	16	II	12	IV	14	II	39	I
<i>Bryaceae</i>	20	II	9	VIII—IX	11	V—VII	6	VIII—IX	9	VI—VII	38	II—III
<i>Amblystegia- ceae</i>	15	III	18	I—II	20	I	18	I	17	I	38	II—III
<i>Polytricha- ceae</i>	13	IV—V	15	III	11	V—VII	14	II—III	12	IV—V	20	IX—X
<i>Pottiaceae</i>	13	IV—V	9	VIII—IX	15	III	5	X	6	IX	29	IV
<i>Sphagnaceae</i>	11	VI—VII	13	IV	10	VIII—IX	14	II—III	12	IV—V	27	V
<i>Grimmiaceae</i>	11	VI—VII	12	V—VI	10	VIII—IX	10	V	9	VI—VII	25	VI
<i>Hypnaceae</i>	10	VIII	11	VII	14	IV	6	VIII—IX	13	III	21	VII—VIII
<i>Brachytheci- aceae</i>	8	IX	8	X—XI	—	—	9	VI	5	X—XII	20	IX—XI
<i>Mniaceae</i>	7	X	12	V—VI	11	V—VII	8	VII	8	VIII	21	VII—VIII
<i>Bartramia- ceae</i>	—	—	8	X—XI	—	—	—	—	5	X—XII	—	—
<i>Encalypta- ceae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	5	X—XII	—	—
<i>Splachna- ceae</i>	—	—	—	—	—	—	5	X	—	—	—	—

Примечание. А — число видов, Б — ранг в семейственно-видовом спектре.

и влажных евтрофных ивково-осочково-моховых горных тундрах, в ивнячках *Salix glauca*; изредка, ПП $\leq 1\%$.

Таким образом, бриофлора района окрестностей Амгуэмского моста (174-й км трассы Эгвекино́т—Иультин) насчитывает 170 видов листостебельных мхов (с разновидностями — 172),³ относящихся к 73 родам и 28 семействам. Для вида — *Anomobryum julaceum* и *Bryum rutilans* — собраны на Чукотском п-ове впервые. Еще 25 видов считаются редкими и заслуживают охраны в пределах региона.

Десять преобладающих (по числу видов) семейств изученной флоры листостебельных мхов объединяют 129 видов (75.8 % всей бриофлоры). Наиболее крупными семействами являются *Dicranaceae* (21 вид), *Bryaceae* (20 видов), *Amblystegiaceae* (15 видов), *Polytrichaceae* и *Pottiaceae* (по 13 видов). Большинство из этих семейств занимает аналогичное положение в бриофлоре Чукотского п-ова в целом и в ряде других ЛФ в его пределах (окр. поселков Эгвекино́т и Инчоун, районы среднего течения р. Эргувеем и нижнего течения р. Чегитунь) (табл. 1). Исключение составляет сем. *Bryaceae*, которому в прочих сравниваемых флорах принадлежит более скромное место. Высокая представленность данного семейства в рассматриваемой нами флоре, вероятно, связана с тем, что значительную долю ее территории занимают участки с преобладанием сухих щепнистых слабозадернованных субстратов, которые чаще всего заселяются видами родов *Pohlia* и *Bryum*. Вероятно, этим же объясняется значительное участие в рассматриваемой флоре видов *Pottiaceae* (13 видов), также нетипичное для других локальных флор. Несколько сниженная роль сем. *Sphagnaceae*

³ Уже когда работа находилась в печати, авторами из сборов были выделены еще два вида: *Sphagnum obtusum* Warnst. и *Warnstorfia pseudostraminea* (C. Muell.) Tuom. et T. Кор. (сырая ивняковая ерничково-осоковая моховая тундра; очень редко). Таким образом, всего бриофлора насчитывает не менее 172 видов; однако при анализе упомянутые 2 вида не учтены.

ТАБЛИЦА 2

Показатели флористического богатства и таксономического разнообразия некоторых локальных флор листостебельных мхов Чукотского п-ова

Показатель	Локальные флоры					Чукотский п-ов в целом
	174-й км	Эгвекинот	Чегитунь	Эргувеем	Инчоун	
Число видов	170	177	174	135	141	386
» родов	79	87	90	65	73	130
» семейств	28	33	30	25	26	37
» одновидовых семейств	9	8	9	6	7	10
» одновидовых родов	44	44	51	35	43	62
» видов в 10 ведущих семействах	129/75.8%	125/70.6%	123/70.7%	102/75.5%	105/74.5%	278/71.8%
» видов в семействе (среднее)	6.1	5.4	5.8	5.4	5.4	10.5
» видов в роде (среднее)	2.1	2.0	1.9	2.1	1.9	3.0
» родов в семействе (среднее)	2.8	2.6	3.0	2.6	2.8	3.5

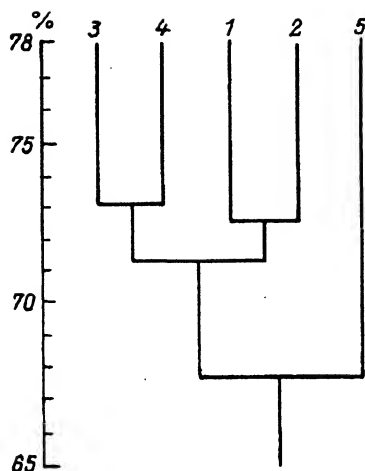
обусловлена ограниченным распространением болотных сообществ. В целом, однако, основные показатели флористического богатства и таксономической структуры всех сравниваемых бриофлор очень близки (табл. 2).

Опыт изучения бриофлор показывает, что их видовое богатство в пределах одного крупного региона в первую очередь зависит от разнообразия условий местообитания, а именно от распространения (и разнообразия) скально-каменистых и щебнистых субстратов и от наличия выходов карбонатных пород. В этом отношении районы нижнего течения р. Чегитунь (северная часть Чукотского п-ова) и окр. пос. Эгвекинот (южная оконечность трассы Эгвекинот—Иультин) отличаются наибольшим разнообразием условий местообитания и соответственно локальные флоры этих географических пунктов наиболее богаты видами мхов. Две другие сравниваемые флоры — окр. пос. Инчоун (северное побережье полуострова) и район среднего течения р. Эргувеем (центральная часть полуострова) — флористически более бедные, поскольку в этих районах преобладают сглаженные формы рельефа и отсутствуют (Эргувеем) или не столь распространены (Инчоун) выходы карбонатов. Изученная флора листостебельных мхов района Амгуэмского моста занимает промежуточное положение между этими двумя парами бриофлор (табл. 2). Здесь сглаженный рельеф речных террас сочетается с низкорным; специфика климатических условий, делающих возможным присутствие криофитно-степных группировок (верхним горизонтам почв которых к тому же присуща биогенная кальцификация; Козицкая, Разживин, 1985; Кучеров, 1996), а также изобилие разного рода каменистых и щебнистых (силикатных) субстратов значительно повышают разнообразие условий местообитания.

Высказанные наблюдения подтверждаются результатами анализа сходства видовых списков бриофлор с использованием коэффициента Сьеренсена—Чекановского (Юрцев, Семкин, 1980). На дендрограмме (см. рисунок) видно, что бриофлора 174-го км наиболее сходна с таковой окр. пос. Эгвекинот (коэффициент сходства равен 72.7 %; «силикатные» бриофлоры основания Чукотского п-ова). В другой кластер объединяются бриофлоры Эргувеем и Инчоун (73.2 %; «силикатные» бриофлоры Берингской Чукотки). Оба кластера объединяются при 71.4 %, т. е. сходство всех 4 «силикатных» бриофлор действительно является исключительно тесным. «Карбонатная» бриофлора нижнего течения р. Чегитунь включается в кластер на уровне связи 68 %, что, с одной стороны, отчасти подчеркивает ее специфику, с

Дендрограмма максимального сходства пяти бриофлор на Чукотском п-ове по видовому составу.

При расчетах использован коэффициент Сьеренсена—Чекановского. Бриофлоры: 1 — Амгузский мост (174-й км); 2 — Эгвекинот, 3 — Эрзувеем, 4 — Инчоун, 5 — Чегитунь.



другой же — говорит как о наличии в районе Чегитунь не только карбонатных, но и кислых (силикатных) субстратов, так и о широте экологической амплитуды многих видов мхов.

Для всех 5 сравниваемых бриофлор общими являются 75 видов — 44.1 % от всех видов мхов ЛФ 174-й км. Среди них 19 видов имеют широкую экологическую амплитуду, зачастую являются (суб)доминантами мохового покрова в растительных сообществах различных типов: *Syntrichia ruralis*, *Racomitrium lanuginosum*, *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Dicranum congestum*, *D. elongatum*, *D. spadiceum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Abietinella abietina*, *Campylium stellatum*, *Limprichtia revolvens*, *Sanionia uncinata*, *Warnstorfia sarmentosa*, *Tomentypnum nitens*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*. Еще 26 видов имеют более узкую экологическую амплитуду и чаще приурочены к определенным типам сообществ. Так, некоторые виды сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum* и др.) являются доминантами в различных болотных сообществах; *Andreaea rupestris* s. l. и *Schistidium apocarpum* обрастают камнями и щебень (особенно вблизи снежников); *Meesia triquetra*, *Paludella squarrosa*, *Limprichtia revolvens*, *Warnstorfia sarmentosa* часто образуют чистые покровы в переувлажненных местообитаниях, вдоль водотоков и ручьев. Третью, довольно большую (30 видов), группу представляют виды, характерные для определенных типов местообитаний и встречающиеся при этом в малом обилии; обычно они растут в примеси к другим мхам. Например, такие виды, как *Polytrichastrum alpinum* и *Pogonatum urnigerum*, характерны для горных каменистых тундр, *Encalyptia rhytocarpha* и *Mnium thomsonii* — для сухих щебнистых местообитаний, *Conostomum tetragonum* — для нивальных сообществ и т. д.

Соотношение мхов и сосудистых растений на исследуемой территории составляет 1:2.3, что характерно для многих гипоарктических флор. Так, для ЛФ среднего течения р. Эрзувеем (сосудистых — 302 вида; Петровский, Плиева, 1994) аналогичный показатель составляет 1:2.2. С продвижением на север этот показатель резко изменяется в пользу мхов. Так, соотношение листостебельных мхов и сосудистых растений в ЛФ окр. бухты Сомнительная (о-в Врангеля) составляет 1:1.9 (Афонина, 1994; Юрцев, Петровский, 1994), а во флоре архипелага Северная Земля — 1:1.4 (Андреев и др., 1993; Сафронова, 1993).

В целом ЛФ листостебельных мхов 174-го км трассы Эгвекинот—Иультин является типичной для подзоны средних гипоарктических тундр Чукотского п-ова и занимает промежуточное положение между богатыми бриофлорами, характерными для районов с широким распространением выходов как кислых, так и карбонатных пород, и обедненными бриофлорами, свойственными районам, где представлены в основном кислые субстраты.

Авторы искренне признательны R. Gauthier (Université Laval, Quebec, Canada) и Е. О. Кузьминой (БИН РАН) за определение сфагновых мхов, М. С. Игнатову (ГБС РАН) за участие в определении ряда критических сборов.

Работа получила финансовую поддержку по итогам Санкт-Петербургского конкурса персональных грантов для молодых ученых по исследованиям в области естественных и точных наук 1997 г.

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.
- Андреев М. П., Афонина О. М., Потемкин А. Д. Мохообразные и лишайники островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 69—79.
- Афонина О. М. Листостебельные мхи Чукотского полуострова. Магадан, 1988. Ч. 1: Сем. *Sphagnaceae* — *Splachnaceae*. 43 с.; Ч. 2: Сем. *Bryaceae* — *Hypnaceae*. 57 с.
- Афонина О. М. Список листостебельных мхов Чукотского полуострова // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 5—29.
- Афонина О. М. Флора окрестностей бухты Сомнительной: мохообразные // Арктические тундры острова Врангеля: (Материалы ботанического полустационара «Бухта Сомнительная», 1984—1988 гг.). СПб., 1994. С. 66—90.
- Баландин С. А. Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф. Северо-Восток СССР. М., 1964. 260 с.
- Зыков К. Д., Нухимовская Ю. Д. Размещение сети заповедников на территории РСФСР // Опыт работы и задачи заповедников СССР. М., 1979. С. 129—182.
- Клюкин Н. К. Климат // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 101—132.
- Кожевников Ю. П. География растительности Чукотки. Л., 1989а. 176 с.
- Кожевников Ю. П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток, 1989б. 308 с.
- Козицкая Л. Т., Разживин В. Ю. Реликтовые ксерофитные сообщества запада Чукотского полуострова и их почвы // Экология. 1985. № 3. С. 32—37.
- Крючков В. В. Крайний Север: Проблемы рационального использования природных ресурсов. М., 1973. 184 с.
- Кучеров И. Б. Дополнения и уточнения к списку локальной флоры окрестностей Амгуэмского моста (Чукотский п-ов) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 126—134.
- Кучеров И. Б. Эндегенная динамика горнотундровой растительности Чукотки (на примере бассейна р. Амгуэмы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1996. 26 с.
- Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 19—32.
- Сафронова И. Н. О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 79—84.
- Справочник по климату СССР: Вып. 33: Магаданская область. Л., 1966. Т. 2: Температуры воздуха и почвы. 288 с.; 1968. Т. 4: Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. 258 с.
- Тихомиров Б. А. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1691—1717.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географические исследования на Чукотке // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 52—59.
- Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии: Проблемы реконструкции криволинейных ландшафтов Берингии. Новосибирск, 1981. 168 с.
- Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля: (Материалы ботанического полустационара «Бухта Сомнительная», 1984—1988 гг.). СПб., 1994. С. 7—66.
- Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.
- Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.
- Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.
- Afonina O. M., Czernyadyeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.
- Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—85.
- Kuč M. Cryptogams collected on the Chukotski Peninsula by K. Podhorski // Rev. bryol. et lichenol. 1966. Vol. 34. N 3-4. P. 765—770.

SUMMARY

According to the results of the field research of 1969 and 1990—1991, moss flora of the inner part of the Chukchi Peninsula isthmus (the vicinities of the Amguema bridge) lists 170 species, including 25 rare ones and 2 species new for Chukotka. An annotated check-list of the flora with detailed descriptions of distribution of each species in different types of communities of the area is given. All the known locations within the Chukchi Peninsula are listed for the rare species. The results of the taxonomic analysis of the flora display the features of its representativeness which is especially caused by the diversity of substrata, including stony and skeleton ones.

УДК 581.9 (235.223)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 5

© Н. В. Степанов

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЗАПАДНОГО САЯНА

N. V. STEPANOV. CHARACTERISTIC FEATURES OF THE VASCULAR PLANT FLORA
IN THE WEST SAYAN (ITS NORTH-EAST PART)

Охарактеризована по таксономическим (семейственному и родовому) спектрам самобытная флора малоизученного региона — северо-восточной части Западного Саяна (Амьельский ботанико-географический округ). 1104 вида и 9 подвидов распределяются по 376 родам и 97 семействам. В целом флора характеризуется как бореальная. Ее специфичность подчеркивают повышенная доля в видовом разнообразии отдела *Polypodiophyta*, семейств *Ranunculaceae*, *Orchidaceae*, родов *Viola*, *Hieracium* s. l., *Aconitum*, *Saussurea*, *Pedicularis*, пониженная — семейства *Brassicaceae*.

Ключевые слова: флора, таксономический обзор, Западный Саян.

Южная Сибирь — один из регионов России, имеющих самые высокие показатели биологического разнообразия растений (Малышев, 1994). Своеобразным южносибирским рефугиумом, характеризующимся довольно самобытной флорой, является северо-восток Западного Саяна.

История ботанических исследований региона насчитывает около 100 лет, но, несмотря на это, степень изученности флоры все еще остается на довольно низком уровне. Это обусловлено сравнительно малой населенностью и обжитостью региона. Большинство ботанических экспедиций работало главным образом в районах Усинской и Амьельской троп — исторических путей, с давних времен соединявших приенисейскую Россию и Туву (Черепнин, 1954).

Нашими исследованиями 1984—1997 гг. охвачена основная часть северо-востока Западного Саяна (около 14 000 км²) без пограничного с Восточным Саяном участка — хребта Ергак-Таргак-Тайга, являющегося самостоятельным ботанико-географическим округом (Красноборов, 1976). В геоморфологическом отношении регион представляет собой систему хребтов северного макросклона Западного Саяна, достигающих максимальных высот в южной части (2265 м над ур. м.) и постепенно понижающихся к северу. Гидрографическая сеть довольно густая и включает бассейны таких крупных рек, как Амьл, Оя и Ус. Климат этих мест характеризуется как избыточно влажный (Поликарпов и др., 1986). Годовое количество осадков изменяется от 350 мм в низкогорьях до 1700 мм в высокогорных районах. Удаленность от

океанов обуславливает резкую континентальность, особенно выраженную в низкогорной полосе.

В соответствии с данными И. М. Красноборова (1976), регион относится к Амьльскому ботанико-географическому округу Северной Алтайско-Саянской подпровинции Алтае-Саянской провинции. Растительность его довольно неоднородна и характеризуется высотной поясностью. Распространены пояса растительности: светлохвойно-лесной (300—350 м над ур. м.), темнохвойно-лесной с двумя подпоясами: горно-черневым (350—900 м над ур. м.) и горно-таежным (800—1300 м над ур. м.), субальпийский (1000—1800 м над ур. м.) и альпийский (1300—2100 м над ур. м.) (Поликарпов и др., 1986; Назимова и др., 1987).

В результате инвентаризации флоры с учетом данных, опубликованных в работах Н. М. Мартыанова (1923), Б. К. Шишкина (1914), Н. Printz (1921), Л. М. Черепнина (1957а, 1959, 1961, 1963, 1965), С. В. Гудошникова (1959), И. М. Красноборова (1976), Д. Н. Шауло (1982) в региона зарегистрировано 1253 таксона (вида и подвиды). Из них адвентивных оказалось 140 (в последующем анализе не учитывались). Таким образом, аборигенных — 1113 таксонов (1104 вида и 9 подвидов). В это число вошли описанные нами (Степанов, 1993, 1994а, б, в) новые виды (*Waldsteinia tanzybeica*, *Aconitum bujbense*, *A. tanzybeicum*, *Euphorbia kirmzjulica*, *E. ambukensis*, *Veronica taigischensis*, *Hieracium kebeshense*, *Poa krasnoborovii*, *Trollius vitalii*) и подвиды (*Aegopodium podagraria* subsp. *nadeshdae*, *Asplenium trichomanes* subsp. *kulumysienne*, *Euphorbia pilosa* subsp. *ojensis*, *Aconitum sajanense* subsp. *czerepninii*).

Далее приведен таксономический состав флоры северо-востока Западного Саяна (в скобках после рода помещено число видов в нем, цифра после знака «+» показывает общее число подвидов).

LYCOPODIOPHYTA

1. *Huperziaceae*: 1. *Huperzia* (2).
2. *Lycopodiaceae*: 2. *Diphasiastrum* (2), 3. *Lycopodium* (4).
3. *Selaginellaceae*: 4. *Selaginella* (2).

EQUISETOPHYTA

4. *Equisetaceae*: 5. *Equisetum* (8).

POLYPODIOPHYTA

5. *Aspleniaceae*: 6. *Asplenium* (6), 7. *Camptosorus* (1).
6. *Athyriaceae*: 8. *Athyrium* (4), 9. *Cystopteris* (5), 10. *Diplazium* (1), 11. *Gymnocarpium* (3).
7. *Cryptogrammaceae*: 12. *Cryptogramma* (1).
8. *Dryopteridaceae*: 13. *Dryopteris* (6), 14. *Polystichum* (2).
9. *Hypolepidaceae*: 15. *Pteridium* (1).
10. *Onocleaceae*: 16. *Matteuccia* (1).
11. *Ophioglossaceae*: 17. *Botrychium* (3+1), 18. *Ophioglossum* (1).
12. *Polypodiaceae*: 19. *Polypodium* (2).
13. *Thelypteridaceae*: 20. *Oreopteris* (1), 21. *Phegopteris* (1), 22. *Thelypteris* (1).
14. *Woodsiaceae*: 23. *Woodsia* (4+2).

PINOPHYTA

15. *Cupressaceae*: 24. *Juniperus* (2).
16. *Pinaceae*: 25. *Abies* (1), 26. *Larix* (1), 27. *Picea* (1), 28. *Pinus* (2).

MAGNOLIOPHYTA

17. *Adoxaceae*: 29. *Adoxa* (1).
18. *Alismataceae*: 30. *Alisma* (1), 31. *Sagittaria* (1).
19. *Apiaceae*: 32. *Aegopodium* (2), 33. *Angelica* (2), 34. *Anthriscus* (1), 35. *Bupleurum* (4), 36. *Cicuta* (1), 37. *Cnidium* (1), 38. *Conioselinum* (1), 39. *Heracleum* (1), 40. *Libanotis* (1), 41. *Peucedanum* (2), 42. *Phlojodicarpus* (1), 43. *Pimpinella* (1), 44. *Pleurospermum* (1), 45. *Sajanella* (1), 46. *Schultzia* (1), 47. *Sium* (1), 48. *Vicatia* (1).
20. *Araceae*: 49. *Calla* (1).
21. *Asteraceae*: 50. *Achillea* (4), 51. *Achyrophorus* (1), 52. *Alfredia* (1), 53. *Ancathia* (1), 54. *Antennaria* (1), 55. *Artemisia* (12), 56. *Aster* (3), 57. *Bidens* (5), 58. *Cacalia* (1), 59. *Carlina* (1), 60. *Centaurea* (1), 61. *Cicerbita* (1), 62. *Cirsium* (4), 63. *Crepis* (6), 64. *Dendranthema* (1), 65. *Doronicum* (1), 66. *Erigeron* (3), 67. *Galatella* (3), 68. *Gnaphalium* s. l. (4), 69. *Hieracium* s. l. (14), 70. *Inula* (2), 71. *Lactuca* (1), 72. *Leontodon* (1), 73. *Leucanthemum* (1), 74. *Ligularia* (5), 75. *Matricaria* s. l. (1), 76. *Petasites* (3), 77. *Picris* (1), 78. *Pyrethrum* (1), 79. *Phaponticum* (1), 80. *Saussurea* (9), 81. *Scorzonera* (1), 82. *Senecio* (9), 83. *Serratula* (1), 84. *Solidago* (2), 85. *Tanacetum* (2), 86. *Taraxacum* (8), 87. *Tragopogon* (1), 88. *Tussilago* (1).

22. *Balsaminaceae*: 89. *Impatiens* (1).
23. *Berberidaceae*: 90. *Berberis* (1).
24. *Betulaceae*: 91. *Betula* (7), 92. *Duschekia* (1).
25. *Boraginaceae*: 93. *Brunnera* (1), 94. *Buglossoides* (1), 95. *Erytrichium* (1), 96. *Hackelia* (2), 97. *Lappula* (2), 98. *Lithospermum* (1), 99. *Myosotis* (5), 100. *Pulmonaria* (1).
26. *Brassicaceae*: 101. *Arabis* (2), 102. *Barbarea* (2), 103. *Cardamine* (5), 104. *Draba* (5), 105. *Erysimum* (1), 106. *Eutrema* (1), 107. *Hesperis* (1), 108. *Lepidium* (1), 109. *Macropodium* (1), 110. *Rorippa* (1), 111. *Smelovskia* (1), 112. *Turritis* (1).
27. *Callitrichaceae*: 113. *Callitriche* (3).
28. *Campanulaceae*: 114. *Adenophora* (6), 115. *Campanula* (7).
29. *Cannabaceae*: 116. *Humulus* (1).
30. *Caprifoliaceae*: 117. *Linnaea* (1), 118. *Lonicera* (2), 119. *Sambucus* (1), 120. *Viburnum* (1).
31. *Caryophyllaceae*: 121. *Arenaria* (1), 122. *Cerastium* (5), 123. *Coronaria* (1), 124. *Dianthus* (2+1), 125. *Dichodon* (1), 126. *Eremogone* (1), 127. *Gastrolychnis* (2), 128. *Gypsophila* (2), 129. *Lychnis* (1), 130. *Minuartia* (3), 131. *Moehringia* (1), 132. *Pseudostellaria* (1), 133. *Sagina* (2), 134. *Silene* s. l. (6), 135. *Stellaria* (9).
32. *Ceratophyllaceae*: 136. *Ceratophyllum* (1).
33. *Chenopodiaceae*: 137. *Axyris* (1), 138. *Chenopodium* (6), 139. *Corispermum* (1).
34. *Convolvulaceae*: 140. *Calystegia* (3).
35. *Cornaceae*: 141. *Swida* (1).
36. *Crassulaceae*: 142. *Orostachys* (1), 143. *Rhodiola* (2), 144. *Sedum* (5).
37. *Cuscutaceae*: 145. *Cuscuta* (2).
38. *Cyperaceae*: 146. *Baeothryon* (3), 147. *Carex* (54), 148. *Cyperus* (1), 149. *Eleocharis* (4), 150. *Eriophorum* (7), 151. *Kobresia* (1), 152. *Rhynchospora* (1), 153. *Scirpus* (3).
39. *Dipsacaceae*: 154. *Scabiosa* (1), 155. *Succisa* (1).
40. *Droseraceae*: 156. *Drosera* (3).
41. *Empetraceae*: 157. *Empetrum* (1).
42. *Ericaceae*: 158. *Andromeda* (1), 159. *Arctous* (1), 160. *Chamaedaphne* (1), 161. *Ledum* (1), 162. *Phylodoce* (1), 163. *Rhododendron* (3).
43. *Euphorbiaceae*: 164. *Euphorbia* (10).
44. *Fabaceae*: 165. *Astragalus* (5), 166. *Caragana* (3), 167. *Glycyrrhiza* (1), 168. *Hedysarum* (2), 169. *Lathyrus* (10), 170. *Lotus* (1), 171. *Medicago* (2), 172. *Melilotus* (3), 173. *Melissitus* (1), 174. *Onobrychis* (1), 175. *Oxytropis* (3), 176. *Thermopsis* (1), 177. *Trifolium* (7), 178. *Vicia* (8).
45. *Fumariaceae*: 179. *Corydalis* (6).
46. *Gentianaceae*: 180. *Anagallidium* (1), 181. *Gentiana* s. l. (10), 182. *Halenia* (1), 183. *Lomatogonium* (1), 184. *Swertia* (1).
47. *Geraniaceae*: 185. *Geranium* (5).
48. *Grossulariaceae*: 186. *Grossularia* (1), 187. *Ribes* (6).
49. *Haloragaceae*: 188. *Myriophyllum* (1).
50. *Hippuridaceae*: 189. *Hippurus* (1).
51. *Hydrocharitaceae*: 190. *Hydrocharis* (1).
52. *Hypericaceae*: 191. *Hypericum* (8).
53. *Iridaceae*: 192. *Iris* (1+1).
54. *Juncaceae*: 193. *Juncus* (12), 194. *Luzula* (7).
55. *Juncaginaceae*: 195. *Triglochin* (2).
56. *Lamiaceae*: 196. *Amethystia* (1), 197. *Dracocephalum* (4), 198. *Glechoma* (1), 199. *Lamium* (1), 200. *Leonurus* (1), 201. *Lycopus* (2), 202. *Mentha* (3), 203. *Nepeta* (2), 204. *Origanum* (1), 205. *Phlomis* (1), 206. *Prunella* (1), 207. *Schizonepeta* (1), 208. *Scutellaria* (2), 209. *Stachys* (2), 210. *Thymus* (2).
57. *Lemnaceae*: 211. *Lemna* (2).
58. *Lentibulariaceae*: 212. *Pinguicula* (1), 213. *Utricularia* (3).
59. *Liliaceae* s. l.: 214. *Allium* (7), 215. *Erythronium* (1), 216. *Fritillaria* (1), 217. *Gagea* (1), 218. *Hemerocallis* (1), 219. *Lilium* (2), 220. *Lloydia* (1), 221. *Maianthemum* (1), 222. *Paris* (2), 223. *Polygonatum* (1), 224. *Tulipa* (1), 225. *Veratrum* (2), 226. *Zigadenus* (1).
60. *Limoniaceae*: 227. *Goniolimon* (1).
61. *Lythraceae*: 228. *Lythrum* (2).
62. *Menispermaceae*: 229. *Menispermum* (1).
63. *Menyantheaceae*: 230. *Menyanthes* (1).
64. *Monotropaceae*: 231. *Hypopitys* (1).
65. *Nymphaeaceae*: 232. *Nuphar* (2), 233. *Nymphaea* (2).
66. *Onagraceae*: 234. *Chamaerion* (2), 235. *Circaea* (3), 236. *Epilobium* (5).
67. *Orchidaceae*: 237. *Coeloglossum* (1), 238. *Corallorhiza* (1), 239. *Cypripedium* (3), 240. *Dactylorhiza* (6), 241. *Epipactis* (2), 242. *Goodyera* (1), 243. *Gymnadenia* (1), 244. *Herminium* (1), 245. *Liparis* (1), 246. *Listera* (2), 247. *Malaxis* (1), 248. *Neottia* (1), 249. *Neottianthe* (1), 250. *Orchis* (1), 251. *Platanthera* (1), 252. *Spiranthes* (1), 253. *Tulotis* (1).
68. *Orobanchaceae*: 254. *Boschniakia* (1), 255. *Orobanche* (3).
69. *Oxalidaceae*: 256. *Oxalis* (1).
70. *Paeoniaceae*: 257. *Paeonia* (1).
71. *Papaveraceae*: 258. *Chelidonium* (1), 259. *Papaver* (1).
72. *Parnassiaceae*: 260. *Parnassia* (1).
73. *Plantaginaceae*: 261. *Plantago* (4).

74. *Poaceae*: 262. *Agropyron* (1), 263. *Agrostis* (8), 264. *Alopecurus* (5), 265. *Anthoxanthum* (2), 266. *Becmannia* (1), 267. *Brachypodium* (2), 268. *Bromopsis* (3), 269. *Calamagrostis* (9), 270. *Cinna* (1), 271. *Cleistogenes* (1), 272. *Dactylis* (1), 273. *Deschampsia* (4), 274. *Elymus* (8), 275. *Elytrigia* (2), 276. *Festuca* (10), 277. *Glyceria* (2), 278. *Helictotrichon* (2), 279. *Hierochloë* (2), 280. *Hordeum* (1), 281. *Koeleria* (1), 282. *Melica* (1), 283. *Milium* (1), 284. *Phalaroides* (1), 285. *Phleum* (3), 286. *Phragmites* (1), 287. *Poa* (18), 288. *Stipa* (4), 289. *Trisetum* (3).
75. *Polemoniaceae*: 290. *Polemonium* (1).
76. *Polygalaceae*: 291. *Polygala* (2).
77. *Polygonaceae*: 292. *Koenigia* (1), 293. *Oxyria* (1), 294. *Polygonum* s. l. (13), 295. *Rheum* (2), 296. *Rumex* s. l. (10).
78. *Portulacaceae*: 297. *Claytonia* (1).
79. *Potamogetonaceae*: 298. *Potamogeton* (13).
80. *Primulaceae*: 299. *Androsace* (5), 300. *Cortusa* (1), 301. *Lysimachia* (1), 302. *Naumburgia* (1), 303. *Primula* (5), 304. *Trientalis* (1).
81. *Pyrolaceae*: 305. *Chimaphila* (1), 306. *Moneses* (1), 307. *Orthilia* (2), 308. *Pyrola* (5).
82. *Ranunculaceae*: 309. *Aconitum* (12+1), 310. *Actaea* (1), 311. *Adonis* (1), 312. *Anemone* s. l. (8), 313. *Aquilegia* (4), 314. *Atragene* (1), 315. *Batrachium* (5), 316. *Callianthemum* (1), 317. *Caltha* (2), 318. *Cimicifuga* (3), 319. *Delphinium* (4), 320. *Halerpestes* (1), 321. *Oxygraphis* (1), 322. *Paraquilegia* (1), 323. *Pulsatilla* (2), 324. *Ranunculus* (18), 325. *Thalictrum* (6+3), 326. *Trollius* (2).
83. *Rhamnaceae*: 327. *Frangula* (1).
84. *Rosaceae*: 328. *Agrimonia* (1), 329. *Alchemilla* (1), 330. *Comarum* (1), 331. *Cotoneaster* (2), 332. *Crataegus* (2), 333. *Dryas* (1), 334. *Filipendula* (2), 335. *Fragaria* (3), 336. *Geum* (2), 337. *Malus* (1), 338. *Padus* (1), 339. *Pentaphylloides* (1), 340. *Potentilla* (15), 341. *Rosa* (4), 342. *Rubus* (5), 343. *Sanguisorba* (2), 344. *Sibbaldia* (1), 345. *Sorbaria* (1), 346. *Sorbus* (1), 347. *Spiraea* (5), 348. *Waldsteinia* (2).
85. *Rubiaceae*: 349. *Galium* s. l. (9).
86. *Salicaceae*: 350. *Populus* (3), 351. *Salix* (29).
87. *Santalaceae*: 352. *Thesium* (2).
88. *Saxifragaceae*: 353. *Bergenia* (1), 354. *Chrysosplenium* (5), 355. *Saxifraga* (10).
89. *Scheuchzeriaceae*: 356. *Scheuchzeria* (1).
90. *Scrophulariaceae*: 357. *Euphrasia* (5), 358. *Lagotis* (1), 359. *Limosella* (1), 360. *Linaria* (2), 361. *Odontites* (1), 362. *Pedicularis* (15), 363. *Rhinanthus* (3), 364. *Scrophularia* (2), 365. *Verbascum* (1), 366. *Veronica* (11).
91. *Sparganiaceae*: 367. *Sparganium* (4).
92. *Thymelaeaceae*: 368. *Daphne* (1).
93. *Typhaceae*: 369. *Typha* (3).
94. *Urticaceae*: 370. *Parietaria* (1), 371. *Urtica* (2).
95. *Vacciniaceae*: 372. *Oxycoccus* (2), 373. *Vaccinium* (3).
96. *Valerianaceae*: 374. *Patrinia* (2), 375. *Valeriana* (7).
97. *Violaceae*: 376. *Viola* (17).
- Всего: 1104 вида + 9 подвидов.

В результате анализа таксономических спектров были выявлены основные особенности флоры северо-востока Западного Саяна. Специфичность в полной мере проявляется уже на уровне отделов сосудистых растений необычно высокой ролью папоротников — 4.2 % от всех видов (см. список). Для флоры сходных в ботанико-географическом плане соседних горных регионов, принадлежащих Восточному Саяну, — Кутурчинского Белогорья и заповедника «Столбы» — Красноборов (1959) приводит 3 и 2.5 % папоротников соответственно. Во флоре Байкальской Сибири (Малышев, Пешкова, 1984) в комплексе лесных видов папоротников 23 вида (3.7 %). Небольшое значение имеют папоротники и во флорах других соседних регионов к северу, югу, востоку и западу от рассматриваемого (Куминова, 1976; Выдрина, 1979; Положий, Ревякина, 1979; Беглянова и др., 1984; Тупицына, 1984, 1986; Манеев, 1986; Антипова, 1989; Шауло, 1989; Анкипович, 1991; Сонникова, 1992, и др.). Видовое многообразие папоротников характеризует высокую степень самобытности флоры региона и указывает на относительно хорошую сохранность ее древнего ядра. По данным J. Grime (1985) и R. Tryon (1985), подобное явление может наблюдаться в районах с высокой степенью экологической мозаичности местообитаний при минимальных антропогенных нагрузках.

Во флоре северо-востока Западного Саяна представлено 97 семейств (см. список). В общих чертах семейственный спектр вполне соответствует аналогичным спектрам, приводимым для флор Бореальной области (Толмачев, 1974): ведущее положение занимают *Asteraceae*, *Poaceae* и *Cyperaceae*. Необычно большая роль в спектре у лютиковых. По данным Л. И. Малышева (1972), высокое положение *Ranunculaceae*

наблюдается во флорах Северо-Западной и Северо-Восточной Азии. Это показатель мезоморфного характера флоры.

Другой региональной специфической особенностью является нетипично малая роль *Brassicaceae*, имеющего в бореальных флорах Северной Азии несравненно большее значение (Малышев, 1972; Толмачев, 1974). Вероятно, длительно существующий гумидный климат региона не был благоприятен для представителей семейства. Об узкой локальности этого явления говорит и тот факт, что высокогорья Западного Саяна (Красноборов, 1976) в целом характеризуются значительной ролью крестоцветных (11-й ранг, 3.6 %). Это же самое можно сказать и о соседних южных территориях: Куртушибинском хребте (Шауло, 1982), Восточном Танну-Ола (Ханминчун, 1980) и др.

Необычно высокая роль орхидных во флоре также может объясняться длительностью относительно стабильных условий, повышенной влажностью климата и пестротой экотопов. Такие виды, как *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Dactylorhiza russowii* (Klinge) Holub, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, известные в этом регионе, являются реликтами. Их местонахождения в Средней Сибири единичны.

Роль *Saxifragaceae* соответствует данным, приводимым для высокогорий Западного Саяна (Красноборов, 1976). На южном макросклоне горной системы роль семейства снижается (Ломоносова, 1978; Ханминчун, 1980; Шауло, 1982). То же прослеживается и в западном направлении от Амыльского округа. Тенденция к увеличению роли камнеломковых во флорах наблюдается только по направлению к северо-востоку Азии и достигает максимума в гумидных высокогорных и арктических флорах (Малышев, 1965, 1972; Юрцев, 1968).

Из 376 зарегистрированных во флоре родов наиболее крупным является *Carex*, что вполне типично для Бореальной области (Малышев, 1972). По роду *Salix* проявляется сходство с северо-восточно-азиатскими или горными флорами. Относительно высока роль *Pedicularis*, *Saussurea*, *Aconitum*. Это характерно для азиатских флор (Красноборов, 1976) и указывает на автохтонные тенденции флорогенеза.

Необычно богат видами род *Viola*. Такое высокое положение в родовом спектре фиалок подчеркивает сходство с флорами Байкальской Сибири и Дальнего Востока, где наблюдается аналогичное явление (Черепнин, 1957; Малышев, Пешкова, 1984; Безделева, 1987).

Всплеск видового многообразия *Hieracium* s. l. (до 1.5 %) по сравнению с соседними флорами (не более 0.6 %) характеризует северо-восток Западного Саяна как один из очагов видообразования данного рода.

Относительно бедно представлены *Potentilla* и *Artemisia*, избегающие районов с повышенной влажностью.

В целом на 1 семейство приходится около 11.4 видов (подвидов). Этот показатель несколько ниже, чем аналогичные, приводимые для отдельных флор Бореальной области (Толмачев, 1974). Более наглядно соотношение между численностью видов и родов: на 1 род приходится 2.9 вида. В соседних флорах — близкие показатели: Куртушибинский хребет — 2.64 вида, Восточный Танну-Ола — 2.60, Уюкский хребет — 2.57, Кутурчинское Белогорье — 2.30, западная часть Западного Саяна — 2.60 (Шауло, 1982, 1986). Для высокогорий Западного Саяна этот показатель равен 2.60 (Красноборов, 1976), для лесного и достаточно автохтонного степного комплексов Байкальской Сибири — 2.43 и 2.81 соответственно (Малышев, Пешкова, 1984). Удивительное постоянство соотношения «род : вид», наблюдаемое во флорах сопредельных территорий, говорит о сбалансированности микроэволюционных процессов на обширных пространствах Азии. Тем в большей степени контрастно выглядят соответствующие данные по северо-востоку Западного Саяна, указывающие на благоприятные для расо- и видообразования условия и локальное преобладание автохтонных тенденций. Приводимые факты соответствуют мнению Красноборова (1976) о приуроченности одного из центров западносаинского эндемизма к территории Амыльского округа.

В целом флора северо-востока Западного Саяна характеризуется значительной степенью своеобразия даже в пределах Южной Сибири. Таксономический анализ

характеризует ее как гумидное, имеющее хорошую сохранность древнего ядра и в высокой степени автохтонное образование.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анкипович Е. С. К флоре юго-западной части Абаканского хребта. М., 1991. 20 с. Деп. в ВИНИТИ. № 1923—В91.
- Антипова Е. М. Флора восточного (Ирша-Бородинского) участка КАТЭКа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 16 с.
- Беглянова М. И., Кашина Л. И., Васильев А. Н. и др. Эколого-географический анализ флоры пихтача осочкового верховья реки Качи // Эколого-биологические и геоботанические исследования дикорастущей и культурной флоры Красноярского края. Красноярск, 1984. С. 32—55.
- Безделева Т. А. Сем. 61. Фиалковые — *Violaceae* Batsch. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л., 1987. С. 93—131.
- Выдрина С. Н. Высокогорная флора хребта Академика Обручева // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, 1979. Т. 14. Вып. 1. С. 23—28.
- Гудошников С. В. Краткий очерк растительности Верхнего Амыла Красноярского края // Изв. Томск. отд-ния ВБО. 1959. Т. 4. С. 51—58.
- Красноборов И. М. Конспект флоры Кутурчинского белогорья // Учен. зап. Красноярск. пед. ин-та. 1959. Т. 15. С. 43—103.
- Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 378 с.
- Куминова А. В. Основные черты и закономерности растительного покрова // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 40—94.
- Ломоносова М. Н. Конспект флоры Уюкского хребта // Систематика и география растений Сибири. Новосибирск, 1978. С. 32—68.
- Мальшев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. 367 с.
- Мальшев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17—40.
- Мальшев Л. И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 34—87.
- Мальшев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Прибайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.
- Манев А. Г. Флора хребта Чихачева (Юго-Восточный Алтай): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1986. 16 с.
- Мартыанов Н. М. Флора Южного Енисея // Ежегодник гос. музея им. Мартыанова. Минусинск, 1923. Т. 1. Вып. 2. С. 1—162.
- Назимова Д. И., Коротков И. А., Чередникова Ю. С. Основные высотно-поясные подразделения лесного покрова в горах Южной Сибири и их диагностические признаки // Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири. М., 1987. С. 30—64.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 226 с.
- Положий А. В., Ревякина Н. В. Приледниковая флора Катунского хребта // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, 1979. Т. 14. Вып. 1. С. 18—23.
- Сонникова А. Е. Сосудистые растения Саяно-Шушенского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. М., 1992. С. 3—104.
- Степанов Н. В. Новые таксоны рода *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) из Западного Саяна // Сиб. биол. журн. 1993. Вып. 4. С. 60—64.
- Степанов Н. В. Новый вид рода *Waldsteinia* (*Rosaceae*) из Западного Саяна // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 9. С. 109—114.
- Степанов Н. В. Новый подвид *Asplenium trichomanes* (*Aspleniaceae*) из Западного Саяна // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 10. С. 91—98.
- Степанов Н. В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Ч. 1: Ключ для определения семейств и конспект флоры. Красноярск, 1994в. 108 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Тулицына Н. Н. Флора Березовского участка КАТЭКа (Шарыповский р-н Красноярского края): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1984. 16 с.
- Тулицына Н. Н. Флора Ингольского заказника (Березовский участок КАТЭКа) // Эколого-географические исследования флоры Красноярского края, ее охрана и перспективы интродукции. Красноярск, 1986. С. 29—48.
- Ханминчун В. М. Флора Восточного Танну-Ола. Новосибирск, 1980. 120 с.

Черепнин Л. М. История исследований растительного покрова южной части Красноярского края // Учен. зап. Красноярск. пед. ин-та. 1954. Т. 3. Вып. 1. С. 3—80.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1957а. Вып. 1. 96 с.; 1959. Вып. 2. 240 с.; 1961. Вып. 3. 252 с.; 1965. Вып. 5. 176 с.; 1967. Вып. 6. 239 с.

Черепнин Л. М. Особенности флоры юга Красноярского края // Учен. зап. Красноярск. пед. ин-та. 1957б. Т. 10. С. 3—11.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Вып. 4 // Учен. зап. Красноярск. пед. ин-та. 1963. Т. 24. Вып. 4. С. 3—270.

Шауло Д. Н. Флора Куртушибинского хребта (Западный Саян): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1982. 16 с.

Шауло Д. Н. Высокогорная флора Куртушибинского хребта (Западный Саян) // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 85—89.

Шауло Д. Н. Флора восточной части хребта Ергак-Таргак-Тайга (Западный Саян). М., 1989. 50 с. Деп. в ВИНТИ. № 5666—В89.

Шишкин Б. К. Очерки Урянхайского края // Изв. Имп. Томск. ун-та. Кн. 60. Томск, 1914. С. 1—327.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Grime J. P. Factors limiting the contribution of Pteridophytes to a local flora // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. P. 403—421.

Printz H. The vegetation of the Siberian-Mongolian frontiers (the Sayansk region). Trondhjem, 1921. 458 p.

Tryon R. Fern speciation and biogeography // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. P. 353—360.

Красноярский государственный
университет

Получено 6 X 1997

SUMMARY

The original flora of so far poorly studied region (Amyl botanical-geographic district) includes 1104 species and 9 subspecies from 376 genera and 97 families. The flora should be regarded as boreal one. Its specificity is emphasized by the higher proportion of *Polypodiophyta*, *Ranunculaceae*, *Orchidaceae*, *Viola*, *Hieracium* s. l., *Aconitum*, *Saussurea*, *Pedicularis* and lower proportion of the *Brassicaceae* in the total species diversity of the flora.

УДК 581.145.1 : 582.538

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 5

© Г. А. Лукина, В. Г. Папченков

ЦВЕТЕНИЕ *BUTOMUS UMBELLATUS* (*BUTOMACEAE*) И ЕГО ЗАВИСИМОСТЬ ОТ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

G. A. LUKINA, V. G. PAPCHENKOV. FLOWERING OF *BUTOMUS UMBELLATUS* (*BUTOMACEAE*)
IN DIFFERENT ENVIRONMENTS

При наблюдениях за сусакom зонтичным в природе и в экспериментальных условиях выявлено, что обилие его цветения зависит от глубины воды и ее динамики, от свойств грунта, от возраста и физиологического состояния растений.

Ключевые слова: *Butomus umbellatus*, цветение, условия произрастания.

Сведения, относящиеся к вопросу биологии цветения сусака зонтичного *Butomus umbellatus* L., весьма ограничены, несмотря на его широкое распространение и на то, что для этих растений характерно ежегодное цветение с плодоношением, что позволяет данному виду быть пионером зарастания водоемов и обеспечивать возможность семенного возобновления популяции (Лукина, Папченков, 1995). Имеющиеся литературные данные (Salisbury, 1942; Мяло, 1960; Stuckey, 1968; Манохина, 1984; Рудянская, 1984; Красников, 1988) не позволяют составить полного представления

об этом процессе, но явно указывают на то, что показатели цветения во многом зависят от условий произрастания.

Проведенные нами в 1991—1995 гг. исследования позволяют достаточно детально рассмотреть некоторые вопросы биологии цветения сусака, а также провести анализ причин, способствующих цветению либо задерживающих его. В процессе наблюдений были установлены возраст зацветания, периодичность, продолжительность и обилие цветения как одного растения, так и изучаемой популяции в целом, а также зависимость этих показателей от условий роста и развития растений.

Материал и методика

Наблюдали естественную популяцию *B. umbellatus* на мелководьях Рыбинского водохранилища напротив с. Глебово (Ярославская обл.) и популяцию, выросшую из семян, высеянных нами в 1991 г. в каскадном трехступенчатом экспериментальном пруду в условиях разных грунтов (глинистый и среднезернистый песок) и разных режимов их обводнения (Лукина, Папченков, 1995). В год посева семян на 1-й ступени выдерживалась постоянная глубина в 6 см. На 2-й ступени утром глубина воды составляла 3 см. После включения насосов (вода, закачиваемая в пруд из Рыбинского водохранилища, подавалась только в дневное время) она повышалась до 10 см и держалась на этой отметке до вечера, а ночью вновь понижалась до минимума. На 3-й ступени глубина менялась от 10.5 до 47 см в том же режиме. На 2-й год 1-я и 2-я ступени имели сходные глубины и характер их динамики (глубина менялась от 7—8 см утром до 11.5—12.5 см днем). На 3-м же уровне максимальная глубина была понижена до 26 см. В последующие годы перепады глубины и их величины на всех ступенях были близкими. Изменения уровня режима в пруду соответствовали таковым на Рыбинском водохранилище.

В природной популяции с периодичностью 1 раз в неделю фиксировали различные показатели цветения (время появления цветоносов, цветков и плодов, их количественные соотношения в пределах одного соцветия и в популяции), что позволяло установить сроки, длительность и интенсивность бутонизации, цветения и плодоношения растений.

Наблюдения за растениями в пруду проводили с частотой 2 раза в неделю. Здесь каждое соцветие было помечено номерной биркой. В процессе наблюдения определяли возраст цветущих растений, скорость роста цветоноса, длительность протекания фаз цветения и плодоношения в одном соцветии и в популяции в целом; подсчетом числа бутонов, цветков, завязей и плодов устанавливали количественные показатели, характеризующие обилие цветения.

Для выяснения механизма цветения, влияния на его внешних факторов и степени общего развития растений определяли вес сухого вещества его подземной и надземной частей и общий вес (высушивание проводили при 105 °C).

Результаты и их обсуждение

Наблюдения за растениями, выросшими из семян в экспериментальном пруду, показали, что некоторые из них могут зацвести уже на 2-м году жизни. Так, в нашем эксперименте на глинистом песке 1-й ступени пруда в 1992 г. зацвело 14 из 304 растений. В других вариантах опыта в этот год цветущих растений не было. Первое растение зацвело в середине июля, два последних — в первой декаде сентября. В этот год цветение естественных группировок сусака началось почти на три недели раньше — уже в конце июня. Отличием первых соцветий растений, выросших из семян, явилось малое число цветков — от 3 до 8. У соцветий, появившихся позднее, уже в конце лета, число цветков возросло до 20—22, но все еще оставалось заметно меньшим, чем у наблюдаемых нами природных многолетних клонов данного вида, у которых число цветков в соцветии менялось от (в среднем) 24.5 в первой декаде июня до 32.4 в начале августа. Как показали наблюдения, от появления на дневной

ТАБЛИЦА 1

Число соцветий у растений *Butomus umbellatus*
в экспериментальной популяции по годам

Грунт	Ступень пруда	1992	1993	1994	1995
Глинистый песок	1-я	12	59	83	122
» »	2-я	0	6	15	45
» »	3-я	0	0	1	14
Среднезернистый песок	1-я	0	13	50	88
» »	2-я	0	1	18	56
» »	3-я	0	0	0	2

поверхности до плодоношения одного цветоносного побега у сусака обычно проходит около 1 мес. Поэтому тенденция увеличения числа цветков в соцветиях по мере нарастания массовости цветения (от начала к концу лета), отмеченная и для природных вегетативных клонов, и для экспериментальной семенной популяции, свидетельствует о том, что количество цветков в соцветии зависит от сроков появления цветоноса.

Условия развития оказывают значительное влияние на переход растений к цветению. Так, несмотря на одновременность посева семян на разных ступенях и грунтах, на 2-й год зацвели растения только на глинистом песке на 1-й ступени пруда, которые с 1-го года жизни отличались более мощным развитием: имели более значительные длину корневища и длину наибольшего листа. Этому, вероятно, способствовали постоянный низкий уровень воды (6 см) в 1-й год развития и песчаный грунт с большим содержанием глинистых частиц (до 9 %), который по своим механическим и физико-химическим свойствам оказался более благоприятным для укоренения проростков и дальнейшего развития сусака, чем среднезернистый речной песок (Лукина, Папченков, 1995).

Согласно И. Г. Серебрякову (1948), время закладки соцветий определяется комплексом условий, в которых развивается растение: световым режимом, температурой, условиями водного и минерального питания. Анализ данного комплекса на 1-й ступени пруда показывает, что из-за незначительной глубины воды на ней, вероятнее всего, не изменялись спектральный состав света и интенсивность естественного освещения. Уровенные и температурные условия при разных вариантах грунта были одинаковыми, следовательно, более раннее генеративное созревание растений на глинистом песке могло быть вызвано лучшими условиями минерального питания.

Подтверждением того, что глинистый песок способствует более ранней закладке соцветий, служит опережающее на 1-й год появление соцветий у растений на глинистом песке на всех 3 ступенях пруда по сравнению с таковым на среднезернистом песке (табл. 1).

Таким же на начальных этапах развития растений было и влияние глубины воды на цветение, что выражалось в сдвиге сроков зацветания на 1 год по ступеням глубины. Так, первыми (на 2-й год развития) зацвели растения на 1-й ступени, на следующий год — растения на 2-й ступени и лишь на 3-й год зацвело 1 растение на 3-й ступени (табл. 1). Иными словами, чем больше глубина воды на начальных этапах развития, тем медленнее развивается растение и тем позднее оно зацветает.

На всех уровнях глубины воды была отмечена высокая скорость роста цветоноса (до 8 см в сут), но его окончательная высота зависела от стартовой глубины и типа грунта. Так, у хорошо развитых растений двух первых ступеней в варианте с глинистым песком ее средние величины были в пределах 61.6—76.5 см, а на среднезернистом — 81.5—85.0 см. Высота цветоносов на 1-й ступени (без учета грунта) была равна 76.5—81.5 см, на 2-й — 61.6—85.0, на 3-й — 41.0—65.3 см.

ТАБЛИЦА 2

Состояние экспериментальной популяции *Butomus umbellatus* в разных вариантах опыта в 1995 г.

Степень пруда	Число			Соотношения			Доля цветущих побегов, %
	растений (р)	побегов (п)	соцветий (с)	п/р	с/р	с/п	
Глинистый песок							
1-я	255	590	122	2.3	0.5	0.2	20.6
2-я	167	276	45	1.7	0.3	0.2	16.3
3-я	14	74	14	5.2	1.0	0.2	18.9
Среднезернистый песок							
1-я	21	259	88	12.3	4.2	0.3	34.0
2-я	8	213	56	26.6	6.9	0.3	26.3
3-я	3	37	2	12.5	0.7	0.1	5.4

Влияние стартовых условий развития (т. е. условий в первые два года эксперимента, когда имело место прорастание семян) отразилось не только на возрасте зацветания растений, но и на обилии цветения, определяемом процентом цветущих растений (табл. 2). Особенно четко проявилась зависимость обилия цветения от типа грунта. Оказалось, что растения на среднезернистом песке на всех ступенях глубины зацветают на год позднее, но цветут обильнее, чем на глинистом песке (табл. 1, 2).

Из полученных материалов видно, что число соцветий в популяции определяется не только числом растений, но и их общим развитием и числом побегов у одного растения, т. е. уровень вегетативного развития определяет генеративные возможности растения.

Подсчет числа побегов и соцветий на одной растении позволил выявить, что их соотношение больше у растений на среднезернистом, чем на глинистом песке (табл. 2), и что на среднезернистом песке зацветает каждый 3-й побег, а на глинистом — каждый 5-й. Не укладываются в эту схему лишь растения 3-й ступени, первые фазы развития которых проходили в крайне жестких условиях.

Сроки цветения *B. umbellatus* довольно растянуты (июнь—август); цветение заканчивается с первыми заморозками. Характер его неустойчивый: он может быть сжатым, растянутым и волнообразным. Вероятнее всего, это связано с температурными условиями вегетационных сезонов.

Следует отметить, что в естественных популяциях встречаются растения с разной окраской цветков. Наиболее типичные соцветия имеют светло-розовые цветки. Гораздо реже встречаются соцветия с едва розоватыми, почти белыми и с темно-розово-фиолетовыми цветками, причем темноокрашенные соцветия появляются примерно на 2 недели позже зацветающих первыми белоцветковых и несут в среднем несколько больше (26.7) цветков меньших размеров (2.2 см), чем первые (24.5 цветка, 3.1 см соответственно). Зацветающие почти сразу после белоцветковых соцветия с типично окрашенными цветками по размерам цветков занимают промежуточное положение (2.6 см).

Соцветия *B. umbellatus* представляют собой специализированный побег, развитие которого обеспечивается за счет фотосинтеза и перераспределения пластических веществ. В силу этого возрастает влияние корневища и факторов, определяющих его развитие, на цветение сусака. В нашем эксперименте различная глубина воды на разных ступенях пруда в 1-й и 2-й годы жизни молодых растений, выросших из семян, создала предпосылки различий в развитии корневищ, что выразилось в их разном размере и весе. Так, в середине вегетативного сезона 1993 г. средняя сухая масса корневища одного растения из 1-й ступени пруда была равна 5.22, а со 2-й — 1.63 г. Различия в составе грунта также оказывали влияние на развитие корневищ, а через них и на цветение.

При изменении глубины воды изменяются световые характеристики условий роста; кроме того, погруженные в воду надземные части сусака теряют в среднем 4.35 мг аминокислот на 1 г сухой массы в сутки, тогда как их выделение в воздушную среду более чем в 20 раз меньше (0.21 г/г в сут.). С увеличением глубины возрастает площадь листьев, омываемых водой, и вследствие этого увеличиваются потери синтезированных растением веществ. Потери органического вещества тормозят накопление корневищем питательных веществ, необходимых для развития соцветий, и, следовательно, снижают потенциальную способность к цветению.

Развитие первых цветоносов происходит в основном за счет гидролиза запасных веществ корневища, и эти процессы ускоряются по мере увеличения температуры. Позднее в развитии соцветий начинают принимать участие и ассимилянты уже сформировавшихся листьев, из которых идет отток пластических веществ в корневище, а через него в цветоносы. Дополнительное поступление ассимилянтов и оптимальная ферментативная активность в корневищах дают возможность развиваться более мощным соцветиям.

Выводы

1. Обилие цветения популяции *Butomus umbellatus* зависит от глубины воды, свойств грунта, возраста и физиологического состояния растений.
2. Глубина воды, ее динамика и характер грунта в период прорастания семян и укоренения проростков *B. umbellatus* влияют на скорость генеративного созревания растений этого вида.
3. Выросшие из семян растения могут зацвести на 2-й год жизни.
4. Цветение вида на широте г. Ярославля продолжается с июня по сентябрь. Пик цветения приходится на август.
5. Число цветков в соцветии увеличивается по мере того, как цветение приобретает массовый характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Красников А. Г. Оплодотворение у *Butomus umbellatus* L. // Тр. 2-й Молодеж. конф. ботаников Ленинграда. М., 1988. Ч. 3. Деп. в ВИНТИ АН СССР, № 5684—В88. С. 22—23.
- Лукина Г. А., Папченко В. Г. О репродуктивной биологии *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 40—45.
- Манохина Р. П. Интродукция декоративных прибрежно-водных растений в Центральном Таджикистане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1984. 21 с.
- Мяло Е. Г. К экологии прибрежно-водных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 6. С. 92—98.
- Рудянская Е. И. Пыльцевая продуктивность разнотравья лугов в Волгоградской области // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20. Вып. 1. С. 96—100.
- Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. Вып. 2. С. 49—65.
- Salisbury E. The reproductive capacity of plants. London, 1942. 244 p.
- Stuckey R. L. Distributional history of *Butomus umbellatus* in western Lake Erie and Lake St. Clair region // Michigan Bot. 1968. Vol. 7. P. 134—142.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок Ярославской обл.

Получено 22 XII 1997

SUMMARY

Flowering of *Butomus umbellatus* L. has been observed for 4 years in population grown from seeds in experimental pond as compared with that in natural populations (Yaroslavl region). It was found that in both cases plants start flowering in the second growing season. The depth of water and bottom soil characteristics affect the rate of generative maturation. The number of flowers per inflorescence increases during period of flowering, which lasts from June up to September. The abundance of flowering depends on water depths, bottom soil properties, age and physiological conditions of plants.

© А. Т. Загидуллина

ЦЕНОТИЧЕСКАЯ НАПРЯЖЕННОСТЬ И ЕЕ ОЦЕНКА В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ (НА ПРИМЕРЕ ДРЕВОСТОЯ ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКОВ КАРЕЛИИ)

A. T. ZAGHIDULLINA. PHYTOCOENOTIC INTENSITY AND ITS ESTIMATION (WITH SPECIAL
REFERENCE TO LICHEN-FEATHERMOSS SCOTS PINE FORESTS OF KARELIA)

Анализ взаимодействий, организующих древостой, потребовал введения понятия ценотической напряженности, отражающей степень трансформации среды компонентами фитоценоза в конкретной точке пространства сообщества в некоторый момент времени. Разработаны показатели ценотической напряженности, позволяющие оценить ее на основании параметров полога окружающего древостоя в любой точке пространства сообщества. Показано, что состояние особей сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* помимо особенностей индивидуального развития во многом определяется ценотической напряженностью, складывающейся в древостое.

Ключевые слова: фитоценоз, ценотическое поле, ценотическая напряженность, древостой.

Основным вопросом современной фитоценологии является познание функциональной организации растительного покрова. Особенно актуальным представляется изучение основных компонентов лесных сообществ и взаимодействий между ними. Важную роль в формировании ценопопуляций растений и соответственно в динамике сообществ в целом играют внутривидовые взаимодействия — интерференция между особями, поскольку формирование и рост растительных организмов, а также их репродуктивная способность находятся в зависимости от параметров окружающих особей (Harper, 1977; Weiner, 1982; Peterson, Squiers, 1995; Ипатов, Кирикова, 1997). Эффект влияния окружения на особь, приводящий к снижению скорости ее роста, изменению характера морфогенеза и снижению репродуктивного потенциала называется конкуренцией и является одним из проявлений интерференции (Weiner, 1982). При строгом описании взаимодействий в растительном сообществе употребление понятий «конкуренция» и «интерференция» оказывается не очень удачным, поскольку эти термины, во-первых, обозначают процесс, не ограничивая его временными рамками, а во-вторых, объединяют в себе и влияние (причину), и реакцию на него (следствие). Кроме того, термин «конкуренция» весьма неоднозначно трактуется разными авторами. Для избежания возникновения неопределенностей такого рода мы не будем пользоваться данными терминами, поскольку при описании функциональной организации фитоценозов возникает необходимость хотя бы приблизительно развести причины и следствия.

Основное влияние особей друг на друга в растительном сообществе осуществляется посредством изменения особями среды, в частности перераспределения ресурсов (Ипатов, Кирикова, 1997). Пространство, в пределах которого среда изменена отдельным растением, называется фитогенным полем. Степень измененности среды может быть различна, поэтому можно говорить о напряженности данного поля — величине, определяющей силу воздействия особи на среду (Ястребов, 1996). Вследствие суперпозиции индивидуальных фитогенных полей формируется некоторое результирующее поле, которое можно назвать ценотическим. Ценотическое поле можно охарактеризовать его напряженностью в каждой его точке. Под ценотической напряженностью (w_i) мы понимаем интенсивность трансформации среды компонентами фитоценоза в конкретной точке пространства сообщества (x_i, y_i, z_i) в некоторый момент времени t_i (рис. 1).

Оценка ценотической напряженности в реальных сообществах осложняется тем, что степень трансформации отдельных экологических факторов часто не поддается непосредственному измерению. Но, по всей видимости, изменение комплекса факторов зависит от количества, размеров и размещения особей (Weiner, 1984; Pendridge, Walker, 1986; Ястребов, Познанская, 1993; Ястребов, 1996). Таким образом, показа-

тели, включающие данные параметры, в той или иной мере характеризуют ценотическую напряженность в сообществах и могут быть использованы при построении соответствующих моделей.

Для оценки ценотической напряженности в ценопопуляциях древесных пород необходим показатель интенсивности влияния окружающего древостой. Существуют два основных подхода к разработке такого рода показателей. Первый подход связан с применением оптимизационных техник, тогда как второй основывается на умозрительных заключениях о форме зависимости силы влияния дерева от его размеров и расстояния до него. Рассмотрим оба подхода более подробно.

Первый подход к разработке показателей влияния деревьев заключается в изучении поведения растительности в пределах фитогенного поля особи (особей). В качестве примера можно привести работы Ю. И. Самойлова (1983), А. А. Маслова (1986), А. Б. Ястребова (1993, 1996). Использование оптимизационных техник при разработке данного типа показателей требует больших объемов вычислений и адаптированной методики сбора материала. Кроме того, использование показателей, полученных на основании анализа реакции отдельных видов, может оказаться не очень корректным при оценке ценотической напряженности в древостое.

Базовое положение второго подхода заключается в том, что ценотическая напряженность, испытываемая особью, определяется размерами последней и характером окружающего древостоя (Ford, Diggle, 1981). Согласно G. G. Lorimer (1983), относительно простые показатели, включающие в себя размеры особей и расстояния между ними, наилучшим образом объясняют ход роста отдельных особей и их пространственное расположение. К наиболее распространенным типам показателей ценотической напряженности относятся гипотетические площади питания дерева (Brown, 1965 — цит. по: Lorimer, 1983; Adlard, 1978 — цит. по: Lorimer, 1983) и характеристики индивидуальных зон влияния (фитогенных полей). Зона влияния каждого дерева возникает, как уже указывалось, вследствие трансформации среды. В связи с трудностью измерения интенсивности данного процесса чаще всего зону влияния принимают на окружность, пропорциональную диаметру ствола дерева, измеренному на уровне 130 см (DBH) (Bella, 1971).

Показатели зон влияния деревьев (Hamilton, 1969; Лашинский, 1975; Daniels, 1976; Котов, 1982, 1983; Weiner, 1984; Санников, Санникова, 1985; Pendridge,

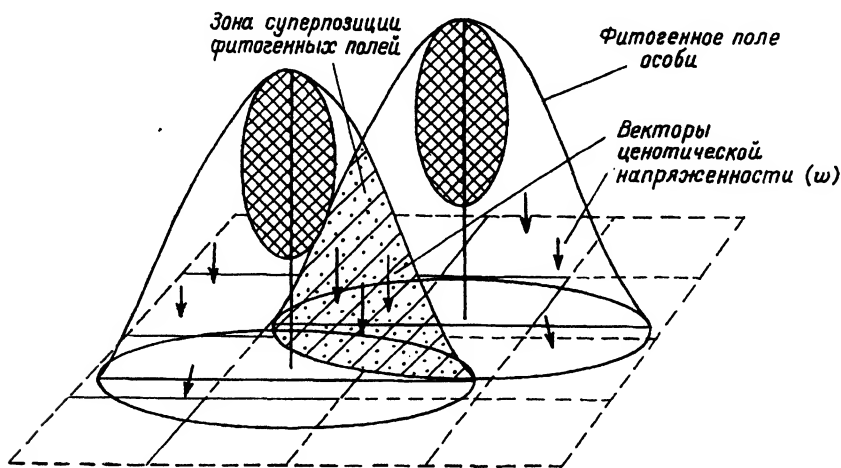


Рис. 1. Формирование ценотического поля в древостое (схема).

Ценотическое поле представляет собой совокупность индивидуальных фитогенных полей особей, включая зоны суперпозиции данных полей. Результирующее поле можно охарактеризовать через его интенсивность, которая отражает степень текущей трансформации среды древостоем в данной точке пространства.

Walker, 1986; Szwagrzyk, 1992; Ястребов, Пõзнанская, 1993; Wilson, Magure, 1996) имеют следующий вид:

$$I = \frac{kS^n}{D^m}, \quad (1)$$

где I — оценка влияния, S — размерная характеристика дерева, D — расстояние до дерева, k — коэффициент, n и m — показатели степени. К достоинствам такого рода показателей можно отнести простоту их расчета, однако имеется и существенный недостаток — подбор вида зависимости в этих показателях основывается лишь на предположениях. Поэтому, чтобы выбрать наиболее подходящий, требуется провести сравнение нескольких их вариантов (Котов, 1982; Penrige, Walker, 1986; Ястребов, Пõзнанская, 1993).

По нашему мнению, при использовании данного типа показателей возникают некоторые проблемы. Во-первых, появляется необходимость устанавливать расстояние (D_{lim}), за пределами которого влиянием окружающего древостоя можно пренебречь (Lorimer, 1983). По мнению J. Weiner (1982, 1984), P. Stoll с соавт. (1994), при расчете показателей ценотической напряженности необходимо и достаточно учитывать только непосредственное окружение особи. Некоторые исследователи уходят от данной проблемы, задавая расстояние D_{lim} директивно (Stoll et al., 1994). Такой подход представляется нам не совсем корректным, поскольку D_{lim} зависит от размеров как окружающих деревьев, так и особи, влияние на которую оценивается, а следовательно, неодинаково для особей разного размера и разных видов древесных. Согласно G. G. Lorimer (1983), C. J. Peterson и E. R. Squiers (1995), одним из способов разрешения данного вопроса является подбор расстояния D_{lim} в зависимости от размерных характеристик особей для каждого вида древесных. Данное решение не представляется нам оптимальным, поскольку требует отдельных исследований и весьма проблематично в многовидовых древостоях.

Во-вторых, существует проблема выбора размерной характеристики дерева, на основании которой рассчитывается показатель вклада особи в ценотическую напряженность. Чаще всего, что вполне оправдано при получении массовых данных, предпочтение отдается наиболее простым в измерении характеристикам. При анализе конкурентной обстановки в древостоях в качестве размерной характеристики S из выражения (1) чаще всего используется диаметр ствола (DBH), поскольку он прост для измерения и тесно связан с рядом морфометрических характеристик дерева (Усольцев, 1985, 1987; Ястребов, 1988). Однако, как показано А. Б. Ястребовым (1996) на примере лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии, фитогенное поле сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. формируется прежде всего за счет трансформации кроной светового режима, а также микроклиматических условий. Как указывают E. D. Ford, P. J. Diggle (1981) и X. Dai (1996), одним из основных ресурсов, за который идет конкуренция, в лесных экосистемах является фотосинтетически активная радиация (ФАР), а количество света, доступное особи, определяется пространственным расположением крон окружающих деревьев. Различия в ходе роста между особями светолюбивых видов в значительной мере определяются разницей в условиях освещения (Pukkala et al., 1993). Размещение крон древостоя определяет световой режим, являющийся важным фактором, регулирующим возобновление *P. sylvestris* (Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Pukkala et al., 1993). Согласно Ford, Diggle (1981) и Lorimer (1983), хорошие результаты при прогнозировании скорости роста дерева можно получить, используя показатели, отражающие пространственное строение окружающего полога. В связи с этим мы сочли целесообразным попытаться включить параметры крон в показатели ценотической напряженности при их расчете для ценопопуляций такого светолюбивого вида, каким является *P. sylvestris*.

Кроме того, в исследованиях с использованием показателей напряженности фитогенных полей возникает проблема учета воздействия совокупности древостоя (Лашинский, 1975). Иногда можно ограничиться расчетом силы влияния ближайшего

деревя (Котов, 1982). Но, по всей видимости, более приемлемой является оценка совокупного влияния древостоя. Оценкой, которую можно получить при непосредственных измерениях, может служить сквозистость (Ипатов и др., 1979). Однако в связи с особенностями измерения на основании сквозистости можно оценить влияние древостоя только для нижних ярусов сообщества. В качестве оценки совокупного влияния древостоя на особь древесного яруса чаще применяется сумма показателей, рассчитанных для окружающих деревьев (Санников, Санникова, 1985; Hoppes, 1988; Ribbend, 1996) или их произведение (Ford, Diggle, 1981; Pukkala et al., 1993). Однако правомерность таких операций нельзя считать полностью доказанной. Например, Маслов (1983, 1986) и Lorimer (1983) считают, что наложение фитогенных полей деревьев не сводится к их простому суммированию. К иным выводам пришел Ястребов (1993), разработав систему показателей, обладающих свойством аддитивности (по крайней мере для двух деревьев в сосняках). По нашему мнению, данный вопрос требует специального исследования. Вероятно, некоторую ясность может внести сопоставление влияния ценотической напряженности, оцененной с помощью показателей, вычисленных на основании серии гипотез о разном характере совместного влияния особей.

Таким образом, несмотря на разнообразие показателей, разработанных для оценки влияния окружающего древостоя на рост особей, при анализе роли ценотического фактора в формировании древостоев возникает как ряд методических проблем, так и трудности, связанные с интерпретацией полученных результатов. В целях изучения взаимодействий в древостое, отражающихся в структуре полога и, следовательно, нижележащих ярусов сообщества, целесообразным представляется разработка показателя ценотической напряженности, который имеет четкую пространственную интерпретацию; характеризует влияние окружающего полога; позволяет выявить не только значимость, но и характер совместного влияния окружения (аддитивный, мультипликативный или иной); а также позволяет обосновать расстояние, за пределами которого влиянием окружающего древостоя можно пренебречь.

Материал и методика

Материал для данной работы собирали в лишайниково-зеленомошных сосняках Карелии. В течение полевых сезонов 1994—1997 гг. описаны 20 пробных площадей размером 30 × 30 м в Суоярвском и Питкярантском районах Республики Карелия. Пробные площади выбирали на плакорных территориях с песчаной почвой. Исследовали сообщества, находящиеся на разных стадиях послепожарной сукцессии и представляющие различные варианты строения древостоя сосны обыкновенной.

На пробных площадях производили фиксацию координат деревьев относительно узлов сетки с ячейкой 5 × 5 м. Чтобы учесть влияние окружения вокруг каждой пробной площади осуществляли замеры координат и диаметр ствола на высоте 130 см (DBH) деревьев, растущих вне границ участка. Для каждого дерева внутри пробной площади измеряли DBH, высоту и производили съемку проекций кроны. Горизонтальную проекцию снимали с помощью крономера Белова, а вертикальную определяли в направлении наибольшей асимметрии кроны с помощью крономера Кондратьева (рис. 2). Возраст измеряли путем взятия кернов. Общий объем выборки составил около 4000 деревьев.

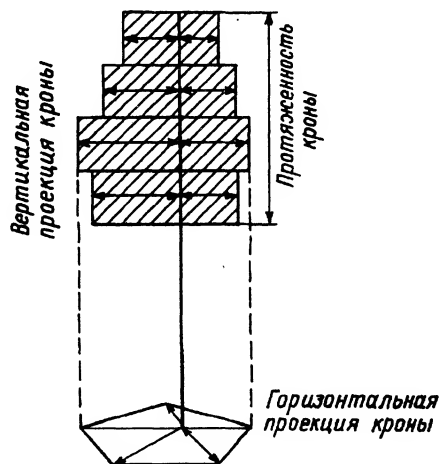


Рис. 2. Схема вертикальной и горизонтальной проекций кроны дерева.

Для того чтобы учесть сложность конфигурации реальной кроны и вычислить ее параметры, мы приняли некоторые допущения: горизонтальная проекция кроны принимается за многоугольник, а вертикальная может быть получена путем замеров относительной длины ветвей на всем протяжении кроны. Таким образом, крона в пространстве представляется как серия прямоугольных призм: основание каждой призмы подобно горизонтальной проекции кроны, а площадь основания пропорциональна квадрату относительной ширины кроны на данной высоте. При учете этих допущений можно вычислить объем кроны и площадь ее проекции на любой высоте.

Стандартная статистическая обработка данных (описательная статистика, анализ главных компонент, дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализы) выполнена с использованием программных приложений STATISTICA 5.0, EXCEL 5.0. Для вычисления показателей ценотической напряженности, параметров полога и др. разработаны авторские программы.

Результаты и их обсуждение

Расчет показателей ценотической напряженности

Как отмечалось выше, в целях изучения процесса формирования полога древостоя и нижележащих ярусов сообщества необходима разработка показателя, имеющего четкую пространственную интерпретацию, характеризующего влияние окружающего полога на особь, позволяющего выявить характер совместного влияния окружения, а также обосновать расстояние D_{lim} за пределами которого влиянием на особь окружающего древостоя можно пренебречь. Свойством данного показателя, важным для изучения фитоценоза в целом и отдельных его компонентов, должна быть возможность расчета его для любой точки пространства сообщества.

Как показали Ю. Л. Цельникер с соавт. (1993), у светолюбивых видов деревьев развитие кроны в целом, как и отдельных ее структур, в значительной мере определяется условиями освещенности. Крона является динамичной системой, отражающей напряженность ценотической обстановки, поскольку формируется в результате параллельно протекающих процессов отмирания и нарастания побеговых систем (Трескин 1983; Ford, Ford, 1990). Соотношение этих процессов для каждой ветви определяется ее индивидуальным балансом ассимилятов, который зависит от пространственных координат ветви в кроне и окружающем древостое и соответственно от ее освещенности (Артемов 1976, 1981; Цельникер и др., 1993). Следовательно, показатели ценотической напряженности, используемые для изучения формирования как полога в целом, так и отдельных крон, должны включать в себя информацию о характере распределения света в древостое. Использование мгновенных оценок освещенности, получаемых с помощью люксметра, ограничено в силу их «точечности» во времени и пространстве. Такая оценка влияния полога древостоя, как сквозистость (Ипатов и др., 1979), не является точечной, но ее, как и измерение освещенности с помощью люксметра, очевидно, невозможно осуществить для любой точки пространства сообщества. Приблизительной оценкой влияния полога окружающего древостоя на крону конкретного дерева, пропорциональной ценотической напряженности, является угловая доля небесного свода, закрытая окружающими кронами. Зная размеры крон окружающих деревьев и их пространственные координаты, нетрудно рассчитать данную долю для любой точки пространства сообщества, последовательно оценивая ее по кольцевым зонам небесного свода (рис. 3, а, б).

Оценим вначале долю закрытого неба для некоторого дерева i , произвольно выбранного в древостое. Так как все точки кроны дерева, кроме ее верхушки, в той или иной мере подвергаются затенению собственной кроной, влияние окружающего полога корректнее всего оценивать относительно координат высоты дерева i (назовем

угловой размер кроны дерева k , равный ω_k , при заданном α рассчитывается следующим образом:

$$\omega_{k\alpha} = 2 \arctg \frac{R_{kj}}{D_{ik}/\cos\alpha}, \quad (2)$$

где R_{kj} — средний радиус кроны дерева k на j -м уровне высоты кроны. Расчет уровня высоты кроны того дерева, на который указывает вектор j , осуществляется так:

$$H_{kj} = H_i + D_{ik} \cdot \tg\alpha. \quad (3)$$

Следуя предположениям Ястребова (1996) об аддитивности влияния соснового древостоя, можно положить, что ценотическое поле образуется как результат суммирования индивидуальных фитогенных полей. Соответственно ценотическая напряженность, представляющая собой суммарное влияние крон всех окружающих деревьев в точке H_i для данной зоны небесного свода ($w_{i\alpha}$), будет следующей:

$$w_{i\alpha} = \sum_{k=1}^N \omega_{k\alpha}, \quad (4)$$

где N — общее число деревьев окружения. Просуммировав последовательно по всем кольцевым зонам небесного свода с заданным шагом $\Delta\alpha$ (рис. 3), получаем:

$$w_i = \sum_{\alpha=1}^{90} w_{i\alpha}, \quad (5)$$

где α варьирует от 1 до 90°. В целях сопоставимости результатов, полученных с разным шагом $\Delta\alpha$ (наши расчеты производились с шагом 15°), данная величина была взвешена путем деления на количество шагов. Полученный показатель w_i представляет собой суммарное закрытие небесного свода кронами окружающего полога без учета их взаимного перекрытия.

Установление предельной дистанции включения окружающих деревьев

Как уже упоминалось выше, существенной методической проблемой большинства используемых показателей ценотической напряженности является установка дистанции D_{lim} от дерева i , за пределами которого влиянием окружающих деревьев можно пренебречь. Lorimer (1983) предлагал выявлять данную дистанцию путем поиска максимальных корреляций между реакцией особи и предложенным им показателем, рассчитанным для серии дистанций D_{lim} . Данное решение кажется нам не совсем корректным, поскольку в этом случае оценка реакции особи автоматически включается в оценку воздействия. Система расчета показателей, предложенная нами, не требует обращения к реакции особи. Согласно формуле (2), угловой размер кроны ω_k характеризуется быстрым асимптотическим убыванием с увеличением расстояния между точкой оценки напряженности и кроной. Кроме того, из выражения (3) следует, что при увеличении расстояния от i -й особи и $\alpha > 0$ высота оценки H_{kj} линейно возрастает, превышая на некотором расстоянии высоту большинства особей, в связи с чем вероятность включения угловых размеров крон удаленных деревьев в суммарные показатели ценотической напряженности снижается. Тогда должна существовать некоторая дистанция D_{lim} , на которой произойдет «насыщение» показателя w_i , т. е. показатели, рассчитанные при D_{lim} и $D_{lim} + \delta$ (где δ — шаг приращения дистанции), не будут статистически различаться. Данная дистанция в древостоях разного пространственного строения, по всей видимости, должна быть неодинаковой. Но в целях сопоставимости результатов, полученных в древостоях разного типа, возникла необходимость задать единое D_{lim} . Установление наиболее распространен-

ТАБЛИЦА 1

Фактические значения t -критерия
Стьюдента ($t_{st} = 1.96$) для последователь-
но сравниваемых пар распределений
показателя ценотической напряженности
в древостое

D_{lim} сравниваемых распределений, см	t_{ϕ}
250—500	5.882
500—750	4.273
750—1000	2.581
1000—1250	1.951
1250—1500	2.791
1500—1750	1.427
1750—2000	0.545
2000—2250	0.189
2250—2500	0.083

ной предельной дистанции было осуществлено для объединенной выборки древостоев разного типа на основании анализа сходства распределений частот показателя w , полученных для серии D_{lim} : 250, 500, 1000, 1500, 2000 и 2500 см. Для оценки достоверности различия распределений был выбран t -критерий Стьюдента (Лакин, 1980). Анализ проводился при уровне значимости 0.05 (табл. 1).

Как показал анализ, изменение фактических значений t_{ϕ} с увеличением D_{lim} выглядит следующим образом: при попарном сравнении распределений с D_{lim} от 250 до 1000 см они достоверно различаются; затем при сравнении распределений значение t снижается, приближаясь к табличному. Однако для пары распределений, полученной при D_{lim} , равной 1000 и 1250 см, выявляются существенные различия. При сравнении распределений, полученных при D_{lim} более 1500 см, их различия оказываются недостоверными. Таким образом, минимальной дистанцией D_{lim} , при которой практически во всех типах сосновых древостоев происходит «насыщение» показателей ценотической напряженности, следует признать, по всей видимости, дистанцию около 1500 см. Ее мы и использовали при дальнейших вычислениях значений показателей ценотической напряженности.

Оценка роли ценотической напряженности в формировании особей сосны обыкновенной

При разработке показателя ценотической напряженности важным этапом исследования явилась оценка реакции особей на данную напряженность, выраженную через вводимый показатель. Основой данной оценки являются некоторые признаки особи. Очевидно, что одно и то же влияние неодинаково отражается на разных признаках. Поэтому, чтобы наилучшим образом оценить реакцию на воздействие, необходимо отобрать признаки, в наибольшей мере отражающие общее состояние особи, в частности обладающие высокой информативностью (имеющие максимальные нагрузки на главные оси факторного анализа). Такими признаками оказались объем кроны, радиус проекции кроны, высота дерева и диаметр ствола (табл. 2). Несколько меньшие факторные нагрузки характерны для средней скорости роста (AGR) по диаметру и высоте ствола. Наиболее низкой оказалась информативность протяженности кроны по высоте.

Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа, окружающий полог, параметры которого выражены через показатели ценотической напряженности w , статистически достоверно влияет на все признаки особи. В большинстве своем зависимости признаков особей от значений w оказались монотонными, но нелиней-

ТАБЛИЦА 2

Факторные нагрузки некоторых признаков деревьев

Признак	Ось 1
Высота дерева	0.920
DBH	0.907
AGR _{DBH}	0.883
AGR _{выс}	0.888
Объем кроны	0.937
Радиус проекции кроны	0.912
Протяженность кроны	0.736

Примечание. Предпочтительным является использование распределений признаков, близких к нормальному (Ястребов, 1991). Но в силу особенностей выборки для большинства признаков были получены распределения с левосторонней асимметрией. Для приближения распределений к нормальному признаки были логарифмированы.

следствием увеличения в ходе возрастного развития древостоя доли деревьев, занимающих в пологе положение с благоприятными условиями освещения.

Наличие сильных связей между показателями ценотической напряженности и некоторыми признаками особей побудило нас попытаться аппроксимировать их линейными зависимостями. При построении уравнений линейной регрессии с одной переменной, в качестве которой использовался показатель w , удовлетворительные результаты были получены только для средней скорости роста по высоте (AGR_{выс}), объема и радиуса проекции кроны, относительно слабо связанных с возрастом дерева (табл. 3, 4). Учитывая довольно сильную связь ряда признаков (в особенности высоты особи и DBH) с возрастом дерева, мы использовали натуральный логарифм последнего в качестве дополнительной переменной при построении уравнений множественной линейной регрессии. Удовлетворительные аппроксимации с двумя переменными были получены для таких признаков, как объем и протяженность кроны, радиус ее проекции и высота дерева, тогда как аппроксимации для DBH и AGR_{DBH} оказались неудовлетворительными ($R^2 = 0.38—0.54$).

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты линейной корреляции между значениями показателей ценотической напряженности, возрастом особи и некоторыми признаками сосны обыкновенной

Признаки	w	Возраст особи
Возраст	-0.42	1
Высота дерева	-0.73	0.71
DBH	-0.48	0.71
Протяженность кроны	-0.66	0.31
Радиус проекции кроны	-0.70	0.52
AGR _{выс}	-0.66	0.13
AGR _{DBH}	-0.38	0.20
Объем кроны	-0.71	0.52

Примечание. Все коэффициенты достоверны на уровне значимости 0.05.

ными (рис. 4). Нелинейность зависимостей не позволяет корректно оценить силу связи с помощью коэффициентов линейной корреляции Пирсона, поэтому с целью линеаризации зависимостей все признаки были прологарифмированы и в дальнейшем сила связи оценивалась уже для логарифмированных признаков (табл. 3).

Наиболее сильные зависимости от значений показателя w ($-0.66—0.73$) были выявлены для таких признаков, как объем кроны, радиус ее проекции, протяженность кроны, AGR_{выс} и высота дерева. Связи ценотической напряженности с DBH и AGR_{DBH} оказались существенно слабее ($-0.38—0.48$). Корреляция значений показателя w с возрастом особи является достоверной и довольно сильной (-0.42): это, по всей видимости, является

Таким образом, ценотическая напряженность неодинаково отражается на разных признаках дерева. Разная чувствительность параметров кроны и ствола дерева к увеличению ценотической напряженности объясняется принципиальными различиями в их формировании. Ствол формируется вследствие непрерывного нарастания вторичнойсилемы; этот процесс необратим и происходит в течение всей жизни особи. Таким образом, диаметр ствола — кумулятивный по времени показатель. Крона является более динамичной системой, лучше отражающей ценотическую напряженность, поскольку формируется в результате параллельно протекающих процессов отмирания и нарастания побеговых систем (Гельберг, Кузнецов, 1976; Трескин 1983; Ford, Ford, 1990). Соотношение этих процессов для

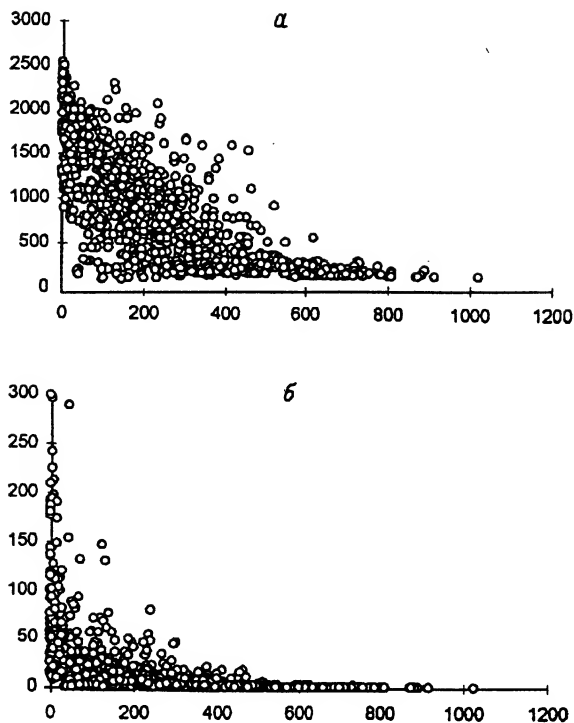


Рис. 4. Зависимость высоты дерева (а) и объема кроны (б) от ценотической напряженности.
По осям абсцисс — ценотическая напряженность, условные единицы; по осям ординат: а — высота дерева, см; б —
объем кроны, м³.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика зависимостей признаков деревьев (y) от значений показателей ценотической напряженности $w(x)$ и возраста (z): $y = ax + bz + c$
(β — частный коэффициент корреляции)

Зависимый показатель (y)	R^2	Ошибка уравнения	a	β_x	b	β_z	c
Объем кроны	0.734	1.51	-0.007	-0.607	1.146	0.218	-1.345
Радиус проекции кроны	0.720	0.48	-0.002	-0.596	0.347	0.212	3.534
Протяженность кроны	0.663	0.67	-0.003	-0.579	0.322	0.152	5.104
Высота дерева	0.822	0.47	-0.002	-0.535	0.822	0.423	3.933
DBH	0.540	1.18	-0.003	-0.360	0.897	0.268	0.813
AGR _{DBH}	0.384	1.25	-0.003	-0.384	—	—	0.329
AGR _{выс}	0.657	0.50	-0.002	-0.657	—	—	3.153
Объем кроны	0.707	1.57	-0.008	-0.707	—	—	3.208
Радиус проекции кроны	0.694	0.50	-0.002	-0.694	—	—	4.914
Протяженность кроны	0.649	0.68	-0.003	-0.649	—	—	6.383

каждой ветви определяется ее индивидуальным балансом ассимилятов, который зависит от пространственных координат ветви в кроне и окружающем древостое (Артемов, 1976, 1981; Цельникер и др., 1993). При увеличении ценотической напряженности в кроне снижается интенсивность процессов нарастания и увеличивается отмирание, что ведет к уменьшению размеров кроны, тогда как для ствола имеет место лишь снижение приростов по высоте и диаметру. Таким образом, наибольшая сила связей между w и параметрами кроны обусловлена высокой чувствительностью последних к текущей ценотической обстановке.

Заключение

Наиболее сильные связи с показателями ценотической напряженности, рассчитанные на основании параметров полога окружающего древостоя, установлены для признаков, характеризующихся высокой информативностью и сильными корреляционными связями с прочими характеристиками дерева, — для объема кроны, радиуса ее проекции и высоты дерева. Следовательно, состояние особей сосны обыкновенной, помимо особенностей индивидуального развития, во многом определяется ценотической напряженностью, складывающейся в древостое. Оценка ценотической напряженности может быть дана путем определения показателя ценотической напряженности w , вычисленного на основании гипотезы об аддитивном характере суперпозиции индивидуальных фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae*. Сыктывкар, 1976. 56 с.
- Артемов В. А. Морфогенез вегетативных побегов сосны // Экологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л., 1981. С. 12—43.
- Гельберг М. Г., Кузнецов С. И. К построению математической модели динамики структуры кроны хвойных пород // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37. № 2. С. 292—297.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоев (измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.
- Котов С. Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—239.
- Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 292 с.
- Лащинский Н. Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1721—1726.
- Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода АГК для анализа мозаичности лесных сообществ. 1. Выделение осей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 6. С. 73—79.
- Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.
- Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных деревьев дуба *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., 1985. 149 с.
- Трескин П. П. Структура скелетной части кроны и ее листового аппарата // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 181—186.
- Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск, 1985. 191 с.
- Усольцев В. А. О соотношении продуктивности древостоев и составляющих его биогрупп // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. Красноярск, 1987. С. 168—173.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г. и др. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. 256 с.

Ястребов А. Б. Математическая модель роста дерева в древостое // Вестн. ЛГУ. 1988. № 17. С. 44—52.

Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л., 1991. 200 с.

Ястребов А. Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 54—65.

Ястребов А. Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Экология. 1996. № 1. С. 3—9.

Ястребов А. Б., Познанская А. А. Анализ влияния древостоя на подрост в сосновых борах Карелии // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 123—132.

Bella I. E. A new model of competition for individual trees // Forest Sci. 1971. Vol. 17. N 3. P. 364—372.

Dai X. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden // Forest Ecol. Manag. 1996. Vol. 84. N 4. P. 187—192.

Daniels R. K. Symple competition indeces and their correlation with annual loblolly pine tree growth // Forest. Sci. 1976. Vol. 22. N 5. P. 454—456.

Ford E. D., Diggle P. J. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process // Ann. Bot. 1981. Vol. 48. N 5. P. 481—500.

Ford E. D., Ford R. Structure and basic equations of a simulator for branch growth in *Pinaceae* // J. Theor. Biol. 1990. Vol. 146. N 1. P. 1—13.

Hamilton G. R. The dependence of volume increment of individual trees on dominance, crown dimensions, and competition // Forestry. 1969. Vol. 42. N 2. P. 133—144.

Harper J. L. Population biology of plants. London, 1977. 892 p.

Hoppes W. G. Seed fall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland // Ecology. 1988. Vol. 69. N 3. P. 320—329.

Kuuluvainen T., Pukkala T. Effect of scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings // Silva Fennica. 1989. Vol. 23. N 2. P. 159—167.

Lorimer G. G. Tests of age-independent competition indexed for individual trees in natural hardwood stands // Forest. Ecol. Manag. 1983. Vol. 6. N 6. P. 343—360.

Pendridge L. K., Walker J. Effect of neighboring trees on eucalypt growth in a semi-arid woodland in Australia // J. Ecology. 1986. N 74. P. 925—936.

Peterson C. J., Squiers E. R. Competition and succession in an aspen-white-pine forest // J. Ecology. 1995. N 83. P. 449—457.

Pukkala T., Kuuluvainen T., Stenberg P. Below-canopy distribution of photosynthetically active radiation and its relation to seedling growth in a boreal *Pinus sylvestris* stand // Scand. J. Forest. Research. 1993. Vol. 8. N 3. P. 313—325.

Ribbens E. Spatial modelling of forest regeneration: how can be calibrated? Modelling regeneration success and early growth of forest stands. Proceedings from the IUFRO Conference, held in Copenhagen, 10—13 June, 1996. Frederiksberg, Denmark, 1996. P. 112—120.

Stoll P., Weiner J., Schmid B. Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris* // Ecology. 1994. Vol. 75. N 3. P. 660—670.

Szwagrzyk Y. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris* — *Fagus sylvatica* forest // Forest. Ecol. Manag. 1992. Vol. 51. N 4. P. 301—315.

Weiner J. A neighborhood model of annual-plant interference // Ecology. 1982. Vol. 70. N 6. P. 1237—1241.

Weiner J. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals // J. Ecology. 1984. Vol. 72. N 2. P. 183—195.

Wilson G. F., Magure D. A. Simulation of early regeneration process in mixed-species forests of marine, USA: generation, survival, and height growth // Modelling regeneration success and early growth of forest stands. Proceedings from the IUFRO Conference, held in Copenhagen, 10—13 June, 1996. Frederiksberg, Denmark, 1996. P. 530—539.

Санкт-Петербургский
государственный университет
E-mail: ipatov@gs.bio.pu.ru

Получено 10 II 1998

The study mechanisms of forest community integration, the concept of phytocoenotic intensity was introduced. The latter reflects the transformation of ecological conditions by surrounding plants at a given point of space and time and can be estimated via canopy parameters for any point of the forest community. Generally, phytocoenotic intensity is a result of the interference between several current influences of plant (tree) individuals. To value the tree individual reactions, the most informative characters of the current state of a tree were chosen. Aside from the particularities of the individual growth of a tree, its state is largely defined by phytocoenotic intensity caused by the surrounding canopy. The influence of the latter upon a given tree was proved to be of an additive nature.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.835.2(479)

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА CISTACEAE КАВКАЗА

G. L. MENITSKY. CONSPECTUS OF CAUCASIAN CISTACEAE SPECIES

Представлен обзор кавказских видов сем. *Cistaceae* с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа и ключом для определения видов. Для флоры Кавказа приведены 2 вида *Cistus*, 9 видов *Helianthemum* (с агрегатами) и 2 вида рода *Fumana*.

Ключевые слова: Кавказ, флора, сем. Ладанниковых.

Приводится критический конспект кавказских представителей сем. *Cistaceae* с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа и ключом для определения видов по форме, принятой для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991), по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (РАН) (LE).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Листья сверху морщинистые, со вдавленными жилками, без прилистников; коробочка раскрывается 5 створками; цветки крупные с лепестками 1.6—2.5 см дл. 1. *Cistus* L.
- Листья сверху гладкие; коробочка раскрывается 3 створками; цветки с лепестками менее 1.5 см дл. 2.
2. Листья супротивные; все тычинки с пыльниками; рыльце головчатое 2. *Helianthemum* Mill.
- Листья очередные; наружные тычинки без пыльников; рыльце 3-лопастное 3. *Fumana* (Dun.) Spach

1. *Cistus* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Чашелистики у основания яйцевидные, равные; столбики равны тычинкам; лепестки розовые 1. *C. tauricus* C. Presl.
- Чашелистики у основания сердцевидные, наружные охватывают внутренние; столбики короче тычинок; лепестки белые 2. *C. salviifolius* L.

1. *C. tauricus* C. Presl, 1822, Del. Prag.: 24. — *C. creticus* var. *tauricus* (C. Presl) Dun. 1824, in DC. Prodr. 1: 264. — *C. polymorphus* subsp. *incanus* Willk. 1856, Ic. Descr. Pl. 2: 22, non *C. incanus* L. 1753. — *C. villosus* var. *genuinus* Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 437, p. p. — *C. villosus* var. *tauricus* (C. Presl) Grosser, 1903, Cistac. in Engl. Pflanzenr. 14 (IV.193): 14. — *C. ponticus* Juz. 1955, Спис. раст. Герб. Фл. СССР, 13: 79. — *C. creticus* auct. non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 7; Coode, 1965, Fl. Turk. 1: 507. — *C. incanus* auct. non L.: Warburg, 1968, Fl. Eur. 2: 283; Купатадзе, 1979, Ладанниковые. Автореф. ... канд. биол. н. М.: 10.

Описан из Крыма.

33: Туап.-Адл., Абх.

Указан для 33: Адж. (Палибин, 1909; Гроссгейм, 1932: 79; Харадзе, 1962: 191, карта 209), но не найден в этом районе А. А. Дмитриевой (1990: 286).

Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция).

2. *C. salviifolius* L. 1753, Sp. Pl.: 524.

Описан по материалам из Южной Европы и Средиземноморья.

33: Абх., Рион.-Квир., Адж.

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран).

2. *Helianthemum* Mill.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Многолетники 2.
— Однолетники (Sect. 2. *Brachypetalum* Dun.) 9.
2. Листья с прилистниками (Sect. 1. *Helianthemum*) 3.
— Листья без прилистников (Sect. 3. *Pseudocistus* Dun.) 6.
3. Листья сероопушенные с обеих сторон звездчатыми волосками, обычно с за-
вернутыми вниз краями; чашелистики и коробочка также густо опушены
звездчатыми волосками; жилки на чашелистиках плохо видны из-за густого
опушения 1. *H. daghestanicum* Rupr.
— Листья сверху зеленые, без звездчатого опушения; чашелистики и коробочка
рассеянно опушенные 4.
4. Листья снизу серые из-за густого войлока из звездчатых волосков
..... 2. *H. nummularium* (L.) Mill.
— Листья снизу зеленые, рассеянно опушенные или почти голые ... (3. *H. gran-
diflorum* (Scop.) DC. aggr.) 5.
5. Растения верхнего пояса гор, 20—25 см выс.; междоузлия расставленные (3—
5 см дл.); листья 2—2.5 см дл., 0.8 см шир., лепестки 1—1.5 см дл.
..... 3a. *H. grandiflorum* (Scop.) DC.
— Растения среднегорные, 5—15 см выс.; междоузлия короче 3 см дл., лепестки до
1 см дл. 3b. *H. ovatum* (Viv.) Dun.
6. Листья с обеих сторон зеленые, снизу без густого звездчатого опушения
(7. *H. italicum* (L.) Pers. aggr.) 7.
— Листья снизу серые от густого звездчатого опушения 8.
7. Высокогорные растения со стеблями до 10 см дл. и сжатыми (0.5—2 мм дл.)
междоузлиями; черешки листьев до 2 мм дл.
..... 7b. *H. buschii* (Palib.) Juz. et Pozd.
— Низко- или среднегорные растения с более длинными (до 20 см дл.) стеблями,
растянутыми (3—5 мм дл.) междоузлиями и черешками листьев до 5 мм дл. ...
..... 7a. *H. orientale* (Grosser) Juz. et Pozd.
8. Высокие травянистые растения с длинными слабо разветвленными стерильными
побегами и ланцетными или широколанцетными прямыми листьями на бескры-
лых черешках 8. *H. ciscaucasicum* Juz. et Pozd.
— Низкие стелющиеся кустарнички с разветвленными многолетними побегами,
часто серповидно изогнутыми сученными на побегах листьями на крылатых
черешках 9. *H. canum* (L.) Hornem.
9. Плодоножки отогнуты в стороны; прицветники короче плодоножек; листья яйце-
видно-ланцетные или лопатчатые 4. *H. salicifolium* (L.) Mill.
— Плодоножки вертикально вверх направленные; прицветники длиннее плодоно-
жек; листья широко- или узколанцетные 10
10. Коробочка 5—6 мм в диам., опушена только по границам створок
..... 5. *H. ledifolium* (L.) Mill.

— Коробочка 8—10 мм в диам., опушена по поверхности створок 6. *H. lasiocarpum* Jacques et Herincq

Sect. 1. *Helianthemum*

1. *H. daghestanicum* Rupr. 1869, Mem. Acad. Sci. Petérsb. (Sci. Phys. Math.), Ser. 7, 15, 2: 143 (Fl. Cauc.).

Описан из Восточного Кавказа. Тип: «Daghestania borealis. Supra fl. Sulak pr. Gimri 300—500 hex. 1861. Junio 9. Ruprecht» (LE!)

ВК: В.-Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

2. *H. nummularium* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, n 12. — *Cistus nummularius* L. 1753, Sp. Pl. : 527. — *Helianthemum chamaecistus* Mill. 1768, l. c. n 1, p. p.; Grosser, 1903, Cistac. in Engl. Pflanzenr. 14 (IV.193): 84. — *Cistus tomentosus* Scop. 1772, Fl. Carn. ed. 2, 1: 376. — *Helianthemum vulgare* Gaertn. 1788, De Fruct. Sem. 1: 371, p. p.; Dun. 1824, Cistac. in DC. Prodr. 1: 280; Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 446, pro var. *discolor*. — *H. tomentosum* (Scop.) S. F. Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 663; Spreng. 1825, Syst. Veg. 2: 592; Юз. 1949, Фл. СССР, 15: 335; Каряг. 1955, Фл. Азерб. 6: 275. — *H. chamaecistus* Mill. subsp. *nummularium* (L.) Grosser, 1903, l. c.: 84; Палиб. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9: 135; Гроссер. 1932, Фл. Кавк. 3: 81. — *H. nummularium* (L.) Mill. subsp. *nummularium* et subsp. *tomentosum* (Scop.) Schinz et Thell. 1914, in Schinz et R. Keller, Fl. Schweiz, ed. 3, 2: 249; Coode, 1965, Fl. Turk. 1: 513; Proctor et Heywood, 1968, Fl. Eur. 2: 288.

Описан из Франции.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЮЗ: Мегр.-Зан. (Мулкиджанян, 1966: 41).

Европа, Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран).

3. *H. grandiflorum* (Scop.) DC. aggr.

3а. *H. grandiflorum* (Scop.) DC. 1805, in Lam. et DC., Fl. Fr. ed. 3, 4: 821. — *Cistus grandiflorus* Scop. 1772, Fl. Carn. ed. 2, 1: 377. — *Helianthemum vulgare* var. *grandiflorum* (Scop.) Roth, 1827, Enum. Pl. 2: 548; Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 446. — *H. vulgare* var. *grabrum* Koch, 1835, Syn. Fl. Germ. 1: 81. — *H. nitidum* Clementi, 1841, Atti Riun. Sci. Ital.: 541; Хар. 1962, Фл. Кавк. изд. 2, 6: 195; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк.: 224; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9: 211. — *H. chamaecistus* subsp. *barbatum* (Thuill.) Grosser var. *grandiflorum* (Scop.) Fiek, 1881, Fl. Schles.: 47; Grosser, 1903, Cistac. in Engl. Pflanzenr. 14 (IV.193): 83; Палиб. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9: 132; Гроссер. 1932, Фл. Кавк. 3: 80. — *H. chamaecistus* subsp. *barbatum* (Thuill.) Grosser var. *serpyllifolium* (Crantz) Grosser, 1903, l. c.: 82; Палиб. 1909, цит. соч.: 131; Гроссер. 1932, цит. соч.: 80. — *H. nummularium* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz et Thell. 1914, in Schinz et R. Keller, Fl. Schweiz, ed. 3, 2: 249; Proctor et Heywood, 1968, Fl. Eur. 2: 288. — *H. ovatum* subsp. *grandiflorum* (Scop.) Bornm. 1936, Feddes Repert. Beih. 89, 1: 86. — *H. nummularium* subsp. *ovatum* auct. non (Viv.) Schinz et Thell.: Coode, 1965, Fl. Turk. 1: 513, p. p. — *H. nummularium* auct. non (L.) Mill.: Купатадзе, 1979, Ладанниковые. Автореф. дисс. ... канд. биол. н.: 10.

Описан из Югославии.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК: В.-Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ю. Караб.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ВЗ: Ширв.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан. (Палибин, 1909; Гроссрейм, 1932: 81; Мулкиджанян, 1966: 38; Дмитриева, 1990: 287); для всех районов Грузии (Харадзе, 1969: 56).

Центр., Южн., Юго-Вост. Европа: Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. Михеев (1968: 680) приводит *H. grandiflorum* для Вост. Европы (Ц. (Волж.-Дон.)).

3б. *H. ovatum* (Viv.) Dun. 1824, in DC. Prodr. 1: 280. — *Cistus ovatus* Viv. 1804, Ann. Bot. 1, 2: 174. — *C. hirsutus* Thuill. 1800, Fl. Env. Paris, ed. 2: 266, non Lam. 1778. — *Helianthemum obscurum* Pers. 1806, Syn. Pl. 2: 79; Сахок. и Хуцишвили, 1975, Консп. высш. раст. Хеви: 83. — *H. hirsutum* (Thuill.) Merat, 1812, Nouv. Fl. Env. Paris, ed. 1: 204, nom. illeg.; Dun. 1824, l. c.: 284; Юз. 1949, Фл. СССР, 15: 333; Каряг. 1955, Фл. Азерб. 6: 273. — *H. chamaecistus* subsp. *obscurum* (Pers.) Čelak. 1875, Arch. Naturw. Landes Bohm. 3, Bot. Abt.: 483. — *H. chamaecistus* subsp. *barbatum* Grosser var. *hirsutum* Grosser, 1903, Cistac. in Engl. Pflanzenr. 14 (IV.193): 82; Палиб. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9: 129; Гроссер. 1932, Фл. Кавк. 3: 80. — *H. nummularium* subsp. *ovatum* (Viv.) Schinz et Thell. 1914, in Schinz et R. Keller, Fl. Schweiz, ed. 3, 2: 249;

P. Davis a Coode, 1965, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 26, 2:200; Coode, 1965, Fl. Turk. 1:513. — *H. grandiflorum* var. *obscurum* (Pers.) Rehd. 1939, Journ. Arn. Arb. 20:422. — *H. nummularium* subsp. *obscurum* (Pers.) Holub, 1964, Acta Horti Bot. Prag. 1963:53; Proctor et Heywood, 1969, Fl. Eur. 2:288.

Описан из Италии.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Тоб.; ЦК: В.-Кум., Малк.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Алж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЦК: В.-Тер.; ВК: Асо-Арг.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Занг. (Палибия, 1909:130—131; Гроссгейм, 1932:80; Сахокия, Хуишвили, 1975:82); для всех районов Грузии (Харадзе, 1969:55).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 2. *Brachypetalum* Dun.

4. *H. salicifolium* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, n 21. — *Cistus salicifolius* L. 1753, Sp. Pl.:527.

Описан по материалам из Португалии и Испании.

ВК: В.-Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ; ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЮЗ: Дар. (Мулкиджанян, 1966:44); для всех районов Азербайджана (Карягин, 1955:278).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Иран, Ирак, Аравия), Ср. (Туркмения) Азия.

5. *H. ledifolium* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8 n 20. — *Cistus ledifolius* L. 1753, Sp. Pl.:527. — *C. niloticus* L. 1771, Mant. Pl.:246. — *Helianthemum niloticum* (L.) Pers. 1807, Syn. Pl. 2:78; Dun. 1824, Cistac. in DC. Prodr. 1:272; Boiss. 1867, Fl. Or. 1:441. — *H. annuum* Fisch. ex Steud. 1840, Nom. ed. 2:733.

Описан из Франции.

ЮЗ: Ерев., Нах.; Т.

Указан для ЮЗ: Дар. (Мулкиджанян, 1966:41); Мегр.-Зан. (Харадзе, 1962:192, карта 211).

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран., сев. Ирак, Сирия), Ср. (Туркмения) Азия.

6. *H. lasiocarpum* Desf. ex Jacques et Herincq, 1847, Man. Gen. Pl. 1:120; Gruenberg-Fertig a. Zohary, 1970, Israel Journ. Bot. 19:300; Desf. 1832, Cat. Hort. Par. Add.:461, nom. nud.; Desf. ex Spach, 1836, Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 2, 6:361, pro syn.; Desf. ex Willk. 1859, Icon. Descr. Pl. Nov. 2:88 tab. 122, comb. superfl. — *H. ledifolium* subsp. *lasiocarpum* (Jacques et Herincq) Bornm. 1925, Bot. Jahrb. 59:373; Coode, 1965, Fl. Turk. 1:516; Rech. f. 1967, Fl. Iran. 46:4, pro var. *lasiocarpum* (Willk.) Bornm.; Тахт. и Фед. 1972, Фл. Ерев.:107. — *H. niloticum* var. *lasiocarpum* (Jacques et Herincq) Boiss. 1867, Fl. Or. 1:441. — *H. ledifolium* auct. non (L.) Mill.:Proctor et Heywood, 1968, F. Eur. 2:289.

Описан из Испании.

ВК; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.-Кур., Караб.; ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Нах. (Карягин, 1955:277; Харадзе, 1962:194).

Южн., Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. (Турция, Иран, сев. Ирак, Палестина), Ср. (Туркмения) Азия.

Sect. 3. *Pseudocistus* Dun.

7. *H. italicum* (L.) Pers. aggr. — *H. aggr. rupifragum* A. Kern.:Цвелев, 1996, Фл. Вост. Евр. 9:213.

7а. *H. orientale* (Grosser) Juz. et Pozd. 1949, Фл. СССР, 15:344. — *H. marifolium* var. *italicum* (L.) Grosser f. *orientale* Grosser, 1903, Cistac. in Engl. Pflanzent. 14 (IV.193):117; Палиб. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9:149; Гроссер. 1932, Фл. Кавк., 3:80. — *H. oelandicum* subsp. *orientale* (Grosser) Proctor, 1968, Feddes

Report. 79: 58. — *H. canum* «Group c.» Coode, 1965, Fl. Turk. 1: 515. — *Rhodax orientalis* (Grosser) Holub, 1970, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 5, 3-4: 439.

Описан по материалам из Сербии, Турции и Кавказа. Лектотип (Юзепчук, 1949: 344): «Gebirge ... Armeniens (Sintenis, It. orient. 1889 n 1098)» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: 33: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд. (Палибин, 1909: 150; Мулкиджанян, 1966: 44; Харадзе, 1969: 55).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

7б. *H. buschii* (Palib.) Juz. et Pozd. 1949, Фл. СССР, 15: 344. — *H. marifolium* var. *italicum* f. *buschii* Palib. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9: 148; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 80. — *H. canum* «Group d.» Coode, 1965, Fl. Turk. 1: 515, p. p. — *H. canum* subsp. *buschii* (Palib.) Kupatadze, 1979, Новости сист. высш. раст. 16: 146.

Описан по материалам из Крыма и Западного Кавказа. Лектотип (Купатадзе, 1979: 146): «Kuban provincia. Альпийские ковры на г. Ачешбок, 17 VI 1899, N. Busch, Iter caucasicum V.» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; 33: Абх., Инг.-Рион.

Указан для ЗК; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт. (Палибин, 1909: 149; Харадзе, 1962: 197, карта 218; она же, 1969: 55; Сахокия, Хуцишвили, 1975: 82; Галушко, 1980: 224).

Юго-Вост. Европа.

Примечание. С. В. Юзепчук (1949) принял в качестве типовых образцы с Кавказа («Ачешбок, Тхач»); Г. А. Купатадзе (1979: 146) выделила лектотип из Ачешбока, но (в гербарии LE) подписала как таковой образец из Тхача.

8. *H. ciscaucasicum* Juz. et Pozd. 1949, Фл. СССР, 15: 680, 346. — *H. marifolium* var. *canum* f. *vineale* (Willd.) Grosser, 1903, Cistac. in Engl. Pflanzenr. 14 (IV.193): 117, p. p.; Палиб. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9: 150; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 80. — *H. canum* «Group a.» Coode, 1965, Fl. Turk. 1: 514. — *H. canum* auct. non (L.) Hornem.: Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 444, p. p.; Мулк. 1966, Фл. Арм. 5: 49.

Описан из Западного Кавказа. Тип: «Известковые склоны у Бибердовского аула. 10 VI 1907, N. Busch et B. Klopotov» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В.-Кум., Малк.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЗК; ЦК: В. Тер.; ЮЗЗ: Месх., Араг. (Палибин, 1909: 151; Гроссгейм, 1932: 80; Мулкиджанян, 1966: 44; Галушко, 1980: 224).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

9. *H. canum* (L.) Hornem. 1815, Hort. Hafn.: 496; Baumg. 1816, Enum. Stirp. Transs. 2: 85; Dun. 1824, Cistac. in DC. Prodr. 1: 277. — *Cistus canus* L. 1753, Sp. Pl.: 525. — *C. marifolius* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 741, non L. 1753. — *H. marifolium* Mill. var. *canum* (L.) Grosser, 1903, Cistac. in Engl. Pflanzenr. 14 (IV.193): 117. — *H. georgicum* Juz. et Pozd. 1949, Фл. СССР, 15: 680, 347. — *H. canum* (L.) Baumg. «Group b.» Coode, 1965, Fl. Turk. 1: 514.

Описан по материалам из Франции и Испании.

СЗЗ: Анап.-Гел.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Юзепчук, 1949: 347, 680; Харадзе, 1962: 196; она же, 1969: 55, sub *H. georgicum*).

Европа, Юго-Зап. Азия (Турция).

3. *Fumana* (Dun.) Spach

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья эллиптические, с прилистниками 1. *F. arabica* (L.) Spach.
— Листья линейные, без прилистников . . . 2. *F. procumbens* (Dun.) Gren. et Godr.

1. *F. arabica* (L.) Spach, 1836, Ann. Sci. Nat., ser 2, 6: 359. — *Cistus arabicus* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 745. — *Helianthemum arabicum* (L.) Pers. 1807, Syn. Pl. 2: 80; Dun. 1824, Cistac. in DC. Prodr. 1: 275. — *H. viscidulum* Stev. ex Palib. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9: 154, pro syn. — *Fumana viscidula* Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 681, 348; Цвелев, 1996, Фл. Вост. Евр. 9: 215.

Описан из Аравии.

СЗЗ: Анап.-Гел. («Черноморский окр. Орлиная скала, Агура, W. Steur»); ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ЗЗ: Рион.-Квир. (Ломис-мта); ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб. (Палибин, 1909:155; Гроссгейм, 1932:82; Карягин, 1955:279; Харадзе, 1962:198; она же, 1969:56).

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Аравия, Турция, Сирия, Ирак, Иран); Сев. Африка.

2. *F. procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. 1848, Fl. Fr. 1:173. — *Helianthemum procumbens* Dun. 1824, Cistac. in DC. Prodr. 1:275; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1:240. — *Cistus fumana* L. 1753, Sp. Pl.:525. — *Helianthemum fumana* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, n 6. — *Fumana vulgaris* Spach, 1836, Ann. Sci. Nat., ser. 2, 6:359; id. 1838, Hist. Nat. Veg. Phan. 6:11.

Описан по материалам из Франции, Италии и Крыма.

ЦК: В.-Тер.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан.

Указан для ЗК: Адаг.-Пишиш.; ЦК: В.-Кум. (Харадзе, 1962:198, карта 220; Галушко, 1980:225); ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Лори; ВЗ: Иорск.-Шек., Н.-Кур.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб. (Палибин, 1908:157; Гроссгейм, 1932:82; Карягин, 1955:279; Харадзе, 1962:198, карта 220; Мулкиджанян, 1966:45).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. (Туркмения) Азия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты 96-04-49-781 и 96-07-89345).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-н/Д., 1980. Т. 2. 350 с.
Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис; Эривань, 1932. Т. 3. 405 с.
Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии, 2-е изд. Тбилиси, 1990. Т. 1. 328 с.
Карягин И. И. *Cistaceae* Lindl. — Ладанниковые // Флора Азербайджана. Баку, 1955. Т. 6. С. 272—279.
Кунатадзе Г. А. Заметка о солнцезвездах (*Helianthemum* Mill.) группы *H. canum* (L.) Baumgart. // Новости сист. высш. раст. Л., 1979. Т. 16. С. 141—147.
Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
Михеев А. Д. Дополнение к флоре Ульяновской области // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 5. С. 679—682.
Мулкиджанян Я. И. *Cistaceae*, Ладанниковые // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 37—45.
Палибин И. Ord. V. *Cistaceae* // Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин. Flora Caucasica Critica. Юрьев, 1909. Т. 3. Вып. 9. С. 117—158.
Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского р. Грузинской ССР). Тбилиси, 1975. 205 с.
Харадзе А. Л. *Cistaceae* Lindl. — Ладанниковые // Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 190—198.
Харадзе А. Л. *Cistaceae* Lindl. // Определитель растений Грузии. Тбилиси, 1969. Т. 2. С. 54—57.
Цвелев Н. Н. *Cistaceae* Juss. — Ладанниковые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 206—216.
Юзенчук С. В. Ладанниковые — *Cistaceae* Lindl. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 327—349.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 XII 1998

SUMMARY

Paper contains a critical survey of Caucasian *Cistaceae* family with species identification keys, synonymics, typification and distribution patterns based on herbarium material of Komarov Botanical Institute (LE) and relevant literature published. There are 2 species of *Cistus*, 9 — of *Helianthemum* and 2 of *Fumana* species in Caucasus area.

© Г. А. Лазьков

**НОВЫЙ ВИД И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ
В СЕМЕЙСТВЕ ASTERACEAE ИЗ КИРГИЗИИ****G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES AND NEW FLORISTIC RECORDS
FROM THE ASTERACEAE FAMILY IN KIRGHIZ REPUBLIC**

Приведены описание нового для науки вида *Pyrethrum sussamyrense* и сведения о местонахождении 3 новых для Киргизии видов.

Ключевые слова: новый вид, новая находка, *Asteraceae*, Киргизия.

В результате обработки коллекции по семейству астровых, хранящейся в гербарии Биолого-почвенного института НАН Киргизии (FRU), был выявлен новый вид рода *Pyrethrum*, а также ряд видов из родов *Trichanthemis* и *Anthemis*, ранее не указывавшихся для Киргизии.

Новый вид рода *Pyrethrum*

***Pyrethrum sussamyrense* Lazkov sp. nov.** — Suffrutex ad 30 cm alt., ramis alte lignescentibus pallide cinereis. Folia 2—3 cm lg., 0.8—1.5 cm lt., atro-viridia, pilis eglandulosis plus minusve longis haud dense obsita, lamina ambitu oblongo-obovata vel obovata, bipinnatipartita vel bipinnatisecta, laciniis terminalibus ad 1.2 mm lt., teretiusculis, apice breviter mucronatis. Rami hornotini floriferi ad medium foliosi, simplices vel e basi ramosi, superne subcostati, pilis eglandulosis sparse tecti. Calathidia 1.0—1.5 cm in diam. Involucri hemisphaerici, extus ochraceo-brunnescentis, pilis eglandulosis longis obsiti phylla exteriora 3—5 mm lg., triangulari-lanceolata, superne anguste paleaceo-marginata; interiora 4—7 mm lg., oblonga, superne in appendicem latam membranaceam ochraceo-brunnescentem abeuntia. Receptaculum convexum tuberculatum glabrum. Flores ligulati vulgo nulli. Flores tubulosi lutei, corolla 3.0—3.5 mm lg., glandulis sessilibus minutis tecta. Achenia (immatura?) 3.0—3.5 mm lg., longitudinaliter 5-costata, glabra. Pappi corona ad 1 mm lg., in lacinias aequilongas oblongas ad basin dissecta.

Typus: «Kirghisia, prov. Osch, distr. Toktogul, jug. Sary-Kamysch-Too, in declivibus gypsaceis fruticosis, 14 VI 1977, Ajdarova, Ubukeeva, Ledovskaja» (LE, isotypi — FRU, MW, TAK).

Affinitas. A *P. brachanthemoide* Kamelin et Lazkov foliis bipinnatipartitis vel bipinnatisectis differt.

Полукустарник до 30 см выс., со светло-серыми высоко одревесневающими ветвями. Листья 2—3 см дл., 0.8—1.5 см шир., темно-зеленые, негусто покрытые более или менее длинными нежелезистыми волосками; пластинки в очертании продолговато-обратнойцевидные или обратнойцевидные, дваждыперистораздельные или дваждыперисторассеченные со слегка вальковатыми конечными долями до 1.2 мм шир., на верхушке коротко заостренными. Цветоносные побеги текущего года до половины олиственные, простые или от основания ветвистые, в верхней части слегка ребристые, негусто покрыты нежелезистыми волосками. Корзинки 1.0—1.5 см в диам. Обертки полушаровидные, снаружи охристо-светло-коричневые, покрытые длинными нежелезистыми волосками; наружные листочки обертки 3—5 мм дл., треугольно-ланцетные, в верхней части узкопленчато окаймленные; внутренние — 4—7 мм дл., продолговатые, в верхней части переходят в широкий перепончатый охристо-светло-коричневый придачок. Цветоложе выпуклое, бугорчатое, голое. Язычковые цветки обычно отсутствуют. Трубочатые цветки желтые с венчиком 3.0—3.5 мм дл., покрытым мелкими сидячими железками. Семянки (? незрелые) 3.0—3.5 мм дл., с 5 продольными ребрами, голые. Коронка папруса до 1 мм дл., до основания рассеченная на равные по длине продолговатые доли.

Тип: «Киргизия, Ошская обл., Токтогульский р-н, хр. Сары-Камыш-Тоо, на пестроцветных кустарниковых склонах, 14 VI 1977, Айдарова, Убукеева, Ледовская» (LE, изотипы — FRU, MW, TAK).

Родство. От *P. brachanthemoides* Kamelin et Lazkov отличается дваждыперисто-раздельными или дваждыперисторассеченными листьями.

Паратип: «Кирг. ССР, Джумгалский р-н, южный склон Сусамыр-Тоо, 3 VII 1937, Михайлова, Попова».

Этот вид отнесен нами к роду *Pyrethrum* Zinn, хотя его типовые образцы не имеют язычковых цветков. Однако один исследованный нами образец (Киргизия, «г. Шамшыкал, 2 VI 1960, М. М. Ботбаева»), по всем признакам схожий с типовыми, имеет язычковые цветки. Возможно, наличие язычковых цветков является в данном случае непостоянным признаком. Данный вид имеет отдаленное сходство с широколиственными формами *Trichanthemis paradoxos* (C. Winkl.) Tzvel., с которым часто ошибочно отождествлялся в гербарии.

Новые для Кыргызстана виды

Trichanthemis radiata Krasch. et Vved. На возможность нахождения данного вида в Киргизии указано Е. В. Никитиной (1965). Нами обнаружен следующий гербарный образец, собранный на территории Киргизии: «Северные склоны Таласского хр., левая сторона р. Шилбили-сай, предгорья, склон северной экспозиции, пырейно-разнотравная степь, 21 VI 1969, Айдарова» (FRU, LE).

T. glabriflora Novopokr. et Sidor. Этот вид отличается от *T. paradoxos* (C. Winkl.) Tzvel. более мощным одревеснением, почти ланцетными, по краю реснитчатыми (а не яйцевидными, по краю голыми) наружными обертками корзинок, а также в среднем более узкими, вверх направленными сегментами листьев. Ранее был известен только с Кураминского хр. (Таджикистан) (Камелин, Ковалевская, 1993). Имеется следующий материал из Киргизии (FRU, LE): «Ошская обл., Алабукинский р-н, отроги Чаткальского хр., уроч. Джалпак-таш, близ пос. Шекаптар, пестроцветы, 8 VII 1980, Айдарова, Чыпаев»; там же, «19 VI 1980, Судницына, Маматалиев, Чыпаев»; там же, «12 V 1977, Б. Султанова, Ледовская, Баталов»; «Сандалашский хр., уроч. Бактал, 19 VI 1966, Горбунова, Судницына».

Anthemis ruthenica Bieb. Ранее ближайшее местонахождение этого вида было известно на Алайском хребте (Камелин, Ковалевская, 1993), но, по-видимому, с территории Узбекистана. В Киргизии он обнаружен в следующем местонахождении: «Киргизский хр., сев. макросклон, близ с. Белогорка, № 29, 7 VI 1996, М. Пименов, Е. Ключков, Г. Лазыков» (FRU, LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В., Ковалевская С. С. Роды *Anthemis* L., *Trichanthemis* Rgl. et Schmalh. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 517—520, 594—596.

Никитина Е. В. Род *Trichanthemis* Regel et Schmalh. // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1965. Т. 11. С. 131—135.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 VII 1998

SUMMARY

Description of a new species *Pyrethrum sussamyrense* is given. Three species (*Trichanthemis glabriflora* Novopokr. et Sidor., *T. radiata* Krasch. et Vved., *Anthemis ruthenica* Bieb.) are newly recorded for Kirghiz Republic.

© М. С. Новоселова

СЕМЕЙСТВО GERANIACEAE ВО ФЛОРЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

M. S. NOVOSELOVA. FAMILY GERANIACEAE
IN THE FLORA OF RUSSIAN FAR EAST

Приведены ключи для определения и конспект 14 видов рода *Geranium* и 2 видов рода *Erodium*, встречающихся на территории российского Дальнего Востока. Один вид (*Geranium rotundifolium*) исключен из состава флоры, один (*G. pusillum*) приведен для изучаемой территории впервые. Сообщаются новые данные о систематике, типификации и географическом распространении представителей семейства; описаны 2 новые секции, сделаны 2 новые комбинации.

Ключевые слова: *Geraniaceae*, российский Дальний Восток, *Geranium*, *Erodium*, систематика, типификация.

Настоящая работа продолжает серию публикаций по таксономии сем. *Geraniaceae* флоры России и сопредельных государств (Новоселова, 1996, 1998а—в). В работе использованы материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), а также литературные источники. Географическое распространение на территории российского Дальнего Востока дано по районам «Флоры СССР» (1964).

Gen. 1. *Geranium* L.

1753, Sp. Pl.: 676; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 306.

Лектотип (Hanks, Small, 1907): *G. sylvaticum* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА GERANIUM

1. Растения без утолщенного корневища. Лепестки равны чашелистикам или незначительно их превышают 2.
- + Растения с утолщенным корневищем. Лепестки в 2 раза длиннее чашелистиков 5.
2. Мерикарпии густо и коротко прижато-волосистые, гладкие; зрелые — отделяющиеся от створки носика плода. Листовые пластинки в очертании округлые или округло-почковидные 14. *G. pusillum*.
- + Мерикарпии опушены иначе, в верхней части обычно с 1 (2) морщинкой; зрелые — не отделяющиеся от створки носика плода. Листовые пластинки в очертании 3—5-угольные 3.
3. Стебли, черешки листьев, цветоносы и цветоножки опушенные оттопыренными или слегка вниз отогнутыми волосками, на цветоножках обычно железистыми. Прилистники хорошо заметные, бурые, яйцевидно-ланцетные или ланцетные, длинно заостренные. Цветоножки обычно двуцветковые, при плодах прямостоячие. В опушении чашелистиков и мерикарпиев присутствуют длинные оттопыренные железистые волоски 12. *G. thunbergii*.
- + Стебли, черешки листьев, цветоносы и цветоножки обычно опушенные прижатыми вниз отогнутыми нежелезистыми волосками. Прилистники незаметные, зеленовато-буроватые, узколанцетные, часто почти игловидные. Цветоножки обычно или нередко одноцветковые, при плодах — вниз отогнутые. В опушении чашелистиков и мерикарпиев отсутствуют железистые волоски 4.
4. Цветоножки обычно одноцветковые, иногда двуцветковые. Стеблевые листья 5—7-раздельные, верхние — 3-раздельные; их доли широколанцетные или почти ромбовидные, перистонадрезанные 10. *G. sibiricum*.
- + Цветоножки обычно двуцветковые, нередко одноцветковые. Только самые нижние стеблевые листья 5-раздельные, все остальные 3-раздельные; их доли яйцевидные, крупнозубчатые 11. *G. wilfordii*.

- 5 (1). Большинство цветоносов в соцветии несет зонтики из 3—7 (9) цветков. Тычиночные нити покрыты очень длинными (хорошо заметными невооруженным глазом) обычно горизонтально оттопыренными волосками 6.
- + Все цветоносы в соцветии двучетковые, изредка одноцветковые. Тычиночные нити с иным опушением 7.
6. Листовые пластинки в очертании почковидно-округлые или округло-5-угольные, рассеченные почти до основания на 5—7 долей; доли от обратной яйцевидных до ромбовидных, глубоко перистонадрезанные, конечные дольки нередко с 2—3 зубчиками. Длинные железистые волоски обычно присутствуют на цветоносах второго порядка, цветоножках, чашелистиках и плодах 2. *G. erianthum*.
- + Листовые пластинки в очертании 5-угольные, до 1/2—2/3 разделенные на 5—7 долей; доли обычно яйцевидные, по краям крупнозубчатые, иногда неглубоко 2—3-раздельные. Длинные железистые волоски обычно присутствуют на цветоносах первого и второго порядка, цветоножках, чашелистиках и плодах 3. *G. eriostemon*.
7. Цветоножки при плодах прямостоячие. Растения с белыми или светло-лиловыми выемчатыми на верхушке лепестками и только с прямостоячими побегами или с ярко-малиновыми цельными на верхушке лепестками и помимо прямостоячих с длинными лежащими побегами 8.
- + Цветоножки при плодах вниз отогнутые. Признаки растений иные 9.
8. Растение только с прямостоячими побегами. Прилистники пленчатые, не сросшиеся, светло-ржаво-бурые. Лепестки 10—15 мм дл., на верхушке обычно выемчатые, белые или светло-лиловые, с более темными жилками 1. *G. albiflorum*.
- + Растение с прямостоячими и длинными лежащими побегами. Прилистники кожистые, сросшиеся, буровато-зеленые. Лепестки 15—20 мм дл., на верхушке цельные, ярко-малиновые 13. *G. soboliferum*.
9. Соцветие густое, зонтиковидное, верхушечное. Цветоножки, чашелистики и плоды с густым железистым опушением 4. *G. pratense*.
- + Соцветие рыхлое, иногда цветоносы выходят из пазух почти каждой пары стеблевых листьев, опушение всегда нежелезистое 10.
10. Листовые пластинки разделены на 2/3—3/4 на яйцевидные (редко обратной яйцевидные) или клиновидные доли, в верхней части крупнозубчатые 11.
- + Листовые пластинки разделены на 3/4 или почти до основания на ланцетные, ромбовидные или узкоромбовидные перисторассеченные или перистораздельные доли 12.
11. Растение сероватое из-за короткого, мягкого, бархатистого опушения. Прилистники всех листьев сросшиеся, бурые, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные. Чашелистики опушенные короткими более или менее оттопыренными волосками, иногда с примесью немногочисленных более длинных 5. *G. wlassovianum*.
- + Растение зеленое; опушение длинное, жесткое, колючее. Прилистники нижних и средних стеблевых листьев обычно свободные, верхних — сросшиеся, зеленовато-сероватые, иногда буроватые, ланцетные или узколанцетные. Чашелистики обычно опушенные очень короткими прижатыми и очень длинными оттопыренными волосками 6. *G. maximowiczii*.
12. Чашелистики обычно густо опушенные длинными оттопыренными волосками с примесью коротких прижатых. Лепестки сине-фиолетовые, (15)17—18 (20) мм дл., 10—11(13) мм шир. 7. *G. yesoense*.
- + Чашелистики обычно густо опушенные короткими прижатыми волосками, часто с примесью редких длинных. Лепестки бледно-розовые или розовые, иногда белые, 8—13 (16) мм дл., 4—9 (13) мм шир. 13.
13. Нижняя поверхность листовых пластинок равномерно опушенная. Опушение чашелистиков обычно с примесью редких длинных волосков. Лепестки 8—12 (14) мм дл., 4—6 (7) мм шир.; ноготок опушенный негустыми, слегка извитыми волосками 8. *G. dahuricum*.

+ Нижняя поверхность листовых пластинок опушенная только по жилкам. Чашелистики опушенные одинаковыми по длине волосками. Лепестки (10) 11—13 (16) мм дл., 7—9 (13) мм шир.; ноготок опушенный очень густыми прямыми волосками 9. *G. sieboldii*.

Subgen. 1. *Geranium*

Тип: лектотип рода.

Sect. 1. *Geranium*.

Тип: лектотип рода.

1. *G. albiflorum* Ledeb. 1829, Ic. pl. Fl. Ross. 1: 6, tab. 18; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 124; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14: 27; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 383; Цыренова, 1985, Бот. журн. 70, 12: 1639; она же, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 144; Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10: 86.

Описан с Алтая; тип: Ledebour, l. c., tab. 18.

На лугах, в верхней части лесного и подгольцовом горных поясах.

Зее-Бур. (Становой хребет).

Общ. распр.: Вост. Европа (сев.-вост.); Сев. (юг), Средн. (сев.-вост.) и Центр. (сев.-зап.) Азия.

Примечание. Вид приведен на основании литературных данных (Ворошилов, 1982; Цыренова, 1988).

Sect. 2. *Eriantha* Novosselova sect. nov.

Pedunculi plurimi in inflorescentia umbellas 3—7 (9) floras gerentes. Filamenta pilis longissimis plerumque horizontaliter patentibus obsita. Pedicelli fructificatione erecti.

Тип: *G. erianthum* DC.

Большинство цветоносов в соцветии несет зонтики из 3—7 (9) цветков. Тычиночные нити покрыты очень длинными, обычно горизонтально оттопыренными волосками. Цветоножки при плодах прямостоячие.

Тип: *G. erianthum* DC.

2. *G. erianthum* DC. 1824, Prodr. 1: 641; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 122; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14: 23; Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 578; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 417; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 141. — *G. erianthum* var. *elatum* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur.: 71. — *G. eriostemon* Fisch. ex DC. β *orientale* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26: 464. — *G. orientale* (Maxim.) Freyn, 1902, Österr. Bot. Zeitschr. 52, 1: 18, non Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8, N 10; Цыренова, 1988, цит. соч.: 142. — *G. elatum* (Maxim.) Knuth, 1912, l. c.: 113; Цыренова, 1988, цит. соч.: 142. — *G. subumbelliforme* Knuth, 1912, l. c.: 123; Цыренова, 1988, цит. соч.: 143. — *G. gorbizense* Aedo et Muñoz Garm. 1997, Kew Bull. 52, 3: 725.

Описан с Камчатки и из Сев. Америки («...in Kamtschatka et Amer. bor. et occidentali»); тип: (G).

В смешанных лесах, на лугах, склонах и скалах.

Аркт.: Чук., Анад.; Камч., Охот., Зее-Бур., Удск., Уссур., Сах.

Общ. распр.: Сев. Азия (вост.); Сев. Америка (сев.-зап.).

Примечание. Характер железистого опушения у *G. erianthum* сильно варьирует. Большинство изученных нами экземпляров имеют хотя бы единичные длинные железистые волоски на цветоносах второго порядка, цветоножках, чашелистиках и плодах. Иногда встречаются растения с железистым опушением только на цветоножках, чашелистиках и плодах или на чашелистиках и плодах, или, наконец, только на плодах. Изредка попадаются экземпляры с железистым опушением на всех перечисленных частях и на цветоносах первого порядка (как у *G. eriostemon* Fisch. ex DC.). Все остальные морфологические признаки достаточно постоянны и, на наш взгляд, не дают возможности с достаточной определенностью различать какие-либо таксоны, как это делает ряд авторов (Maximowicz, 1880; Freyn, 1902; Knuth, 1912; Цыренова, 1988).

Д. Ю. Цыренова (1985, 1988) в последней по времени обработке сем. *Geraniaceae* флоры российского Дальнего Востока для *G. orientale* (Maxim.) Freyn ошибочно процитировала в качестве типового экземпляра из сборов Ereyu, поэтому здесь мы выбираем лектотип этого названия (Новоселова, h. l.): «*Mandshuria austro-orientalis*, St. Olga, declivitas in 1300' alti, solo lapidoso, frequens, 9/21 VI 1860, Maximowicz» (LE!, isolectotypo et syntypis).

3. *G. eriostemon* Fisch. ex DC. 1824, Prodr. 1: 641; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 121; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14: 22, табл. 2, рис. 4, табл. 4, рис. 3; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 417; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 143; Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10: 86.

Описан из Вост. Сибири («...in betuletis Dahuriae»); тип: (G).

В широколиственных лесах, зарослях кустарников, на лесных полянах.

Зее-Бур., Уссур., Сах.

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.), Центр. (вост.) и Вост. Азия.

Примечание. У *G. eriostemon*, как и у предыдущего вида, наблюдается значительная вариабельность в характере железистого опушения. Обычно на цветоносах первого и второго порядка, цветоножках, чашелистиках и плодах имеются длинные железистые волоски, но иногда встречаются экземпляры без железистого опушения на цветоносах первого порядка или даже на всех перечисленных частях, кроме плодов.

Sect. 3. *Recurvata* (Knuth) Novosselova comb. nov. — Sect. *Sylvatica* Knuth subsect. *Recurvata* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 109.

Лектотип (Новоселова, h. l.): *G. pratense* L.

4. *G. pratense* L. 1753, Sp. Pl.: 681; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 127, p. p., excl. subsp. *ruprechtii* et subsp. *finitimum*; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14: 31; D. A. Webb a. I. K. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2: 195; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 418; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 144; Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10: 87; она же, 1998, Новости сист. высш. раст. 31: 147; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9: 378.

Описан из Сев. Европы («Habitat in Europae borealis pratis»). Тип: Herb. Linn. N 858. 66 (LINN, photo LE!).

Заносное по склонам ж.-д. насыпей.

Зее-Бур. (у ж.-д. ст. Сковородино), Уссур. (Приморский край, с. Михайловка).

Общ. распр.: Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Сев., Ср. и Центр. Азия.

Примечание. Для Зее-Буреинского района вид приведен на основании литературных данных (Цыренова, 1988).

Sect. 4. *Palustria* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 47, quoad subsect. *Eupalustria*, excl. subsect. *Collina*.

Тип: *G. palustre* L.

Все виды, входящие, по нашему мнению, в данную секцию, имеют следующие общие признаки: корни более или менее веретеновидно вздутые; стебли в узлах обычно сильно вздутые; прилистники стеблевых листьев (хотя бы некоторых) обычно сросшиеся; цветоножки при плодах отгибающиеся; лепестки узкояйцевидные, постепенно суженные к основанию, на верхней поверхности ноготка волосистые; тычиночные нити постепенно и несильно расширенные к основанию; мерикарпии обычно опушенные длинными и короткими нежелезистыми волосками, в верхней части всегда имеются очень короткие железистые волоски.

5. *G. wlassovianum* Fisch. ex Link, 1822, Enum. Pl. Hort. Berol. 2: 197; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 178; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14: 41, табл. 2, рис. 2 и табл. 4, рис. 5; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 420; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 145 («*G. wlassovianum*»); Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10: 88.

Описан из Сибири («Hab. in Sibiria»); тип: (B?).

На лугах, в зарослях кустарников и редколесьях, по берегам водоемов.

Зее-Бур., Уссур.

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.), Центр. (сев.-вост.) и Вост. (сев.-вост.) Азия.

6. *G. maximowiczii* Regel et Maack, 1861, Mem. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 4, 4:38 (Tent. Fl. Ussur.); Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:179; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14:42; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.:418; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:145. — *G. wlassovianum* f. *setosopilosa* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur.:70.

Описан с российского Дальнего Востока (р. Уссури); лектотип (Цыренова, 1985): «Sumur-Gebirge ad fl. Ussuri, legit Maack» (LE!, isolectotipo et syntipo).

В широколиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников.

Зее-Бур., Удск. (южн., очень редко), Уссур.

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.) и Вост. (сев.-вост.) Азия.

Примечание. Вид очень близок к *G. wlassovianum*, от которого помимо перечисленных в ключе признаков неплохо отличается еще и опушением нижней поверхности листовых пластинок. У *G. maximowiczii* оно состоит из расположенных по жилкам редких, длинных волосков, горизонтально отогнутых и прижатых, и расположенных между жилками негустых коротких оттопыренных волосков; у *G. wlassovianum* опушение образовано густыми, более или менее одинаковыми по длине, короткими оттопыренными волосками.

Изучив типовой материал по *G. wlassovianum* f. *setosopilosa*, мы убедились, что эта форма полностью тождественна *G. maximowiczii*, и выбираем здесь ее лектотип (Новоселова, h. l.): «Amur, Dshare, sehr zerstreut in Lauberwaldern, 17 VII 1855, Maximowicz» (LE!, cum syntipo).

7. *G. yesoëns* Franch. et Savat. 1879, Enum. Pl. Jap. 2:305; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:181; Ohwi, 1965, Fl. Jap.:579; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:145.

Описан из Японии (о-в Хоккайдо: «Hab. in insula Yeso, circa Nakodate»); тип: (P.).

На лугах морских побережий.

Сах., Камч. (Южные Курилы).

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.) и Вост. (сев.-вост.) Азия.

Примечание. Для о-ва Сахалин вид приведен на основании литературных данных (Цыренова, 1988).

8. *G. dahuricum* DC. 1824, Prodr. 1:642; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:141; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14:11, табл. 4; рис. 2; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.:417; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:146 («*G. davuricum*»); Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10:86.

Описан из Вост. Сибири («...in turfosis Dahuriae»); тип: (G).

На лугах, в зарослях кустарников и редколесьях.

Зее-Бур., Уссур.

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.), Центр. (вост.) и Вост. Азия.

9. *G. sieboldii* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26:458; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:135; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14:21, табл. 4, рис. 1; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:146. — *G. krameri* auct. non Franch. et Savat.: Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.:418.

Описан с российского Дальнего Востока и из Японии (острова Хонсю и Кюсю); лектотип («тип») (Бобров, 1949): «Mandshuria austr. litoralis, Hun-tsichun, VII 1861, Fr. Schmidt» (LE!, cum syntypis).

На лугах.

Зее-Бур. (южн.), Уссур.

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.) и Вост. (сев.-вост.) Азия.

Примечание. Опушение осевых частей растения (стебли, черешки листьев, цветоносы, цветоножки) у *G. sieboldii* может быть оттопыренным либо в той или иной степени прижатым, тогда как у близкого вида *G. dahuricum* оно всегда прижатое.

Типовой материал по этому виду неоднороден: сборы с территории Маньчжурии представлены образцом, за которым типификация, произведенная Е. Г. Бобровым (1949), закрепила название *G. sieboldii*

(заметим, что выбор лектотипа *G. sieboldii* Д. Ю. Цыреновой (1985) был излишним). Экземпляры, собранные в Японии, относятся к двум другим видам. Один из них — *G. yessoëns* (см. выше); второй, вероятно, принадлежит к описанному А. Franchet и L. Savatier (1879) виду *G. krameri*. Типа *G. krameri* мы не видели, но изучение протолога и описаний этого вида в работах J. Ohwi (1965) и Р. Yeo (1992), а также гербарного материала из Японии, хранящегося в LE, позволило сделать вывод, что *G. sieboldii* и *G. krameri* очень близки, хотя и не тождественны.

Целый ряд ботаников (Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Yeo, 1992) относит *G. sieboldii* в синонимы *G. krameri*, но ни один из них не указывает, что ему удалось изучить типовой материал *G. sieboldii*. Цыренова (1985) попыталась разграничить два этих вида, однако, изучая гербарные образцы *G. krameri* с территории Японии, хранящиеся в LE, она не заметила одной важной морфологической особенности, а именно наличия у большинства экземпляров на нижней стороне листьев, между жилками, опушения из коротких, довольно густых нежелезистых волосков. Такой же тип опушения имеет и один из синтипов *G. sieboldii*, собранный в Японии, который по всем остальным признакам не отличается от маньчжурских растений. У *G. sieboldii*, как отмечено в протологе и как показало тщательное изучение гербарного материала, нижняя сторона листьев всегда опушена только по жилкам.

Исходя из всего вышесказанного, мы полагаем, что ареал *G. sieboldii* охватывает российский Дальний Восток, Сев. Китай и п-ов Корея, а в Японии произрастает очень близкий к *G. sieboldii* вид *G. krameri*.

Заметим, что у *G. krameri* степень опушенности нижней стороны листьев между жилками может варьировать от довольно значительной до единичных волосков и полного их отсутствия.

Sect. 5. *Sibirica* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 47.

Тип: *G. sibiricum* L.

10. *G. sibiricum* L. 1753, Sp. Pl.: 683; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 195; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14: 57; D. A. Webb a. I. K. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2: 198; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 419; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 148; Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10: 85; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9: 379. — *G. sibiricum* var. *glabrius* (Hara) Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 579.

Описан из Сибири («Habitat in Sibiria»). Тип: Herb. Linn. N 858. 87 (LINN, photo LE!).

Вдоль дорог, на лугах, в парках, по сорным местам.

Камч., Охот., Зее-Бур., Удск., Уссур., Сах.

Общ. распр.: Центр., Юго-Вост. и Вост. Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр. и Вост. Азия; Сев. Америка (заносное).

Примечание. Для Охотского района вид приведен на основании литературных данных (Цыренова, 1988).

11. *G. wilfordii* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26: 453; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53: 191; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14: 49, табл. 4, рис. 4; Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 579; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 420; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 147.

Описан с российского Дальнего Востока и из Японии (о-в Кюсю); лектотип (Цыренова, 1985): «Mandshuriae, Bai Victoria, Port May, ziemlich häufig in Gebüsch und Laubwaldern, 19 VIII 1860, Maximowicz» (LE!, cum syntypis).

В пойменных лесах и зарослях кустарников по берегам водоемов.

Зее-Бур. (южн., редко), Уссур.

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.) и Вост. (сев.-вост.) Азия.

Примечание. Типификация *G. wilfordii* требует некоторых пояснений. В протологе не процитирован образец, которому полностью соответствовала бы этикетка лектотипа. Изучение старых географических карт позволило установить, что название «Bai Victoria» соответствует современному «залив Петра Великого». В протологе указано лишь одно географически близкое местонахождение: «in fruticetis et ad margines silvarum circa Wladiwostok, sat frequens, fine Augusti, fl. fr.» (г. Владивосток находится на побережье залива Петра Великого), а указанные при нем местообитание, время сбора и фенофаза совпадают с таковыми на этикетке лектотипа. Таким образом, мы полагаем, что выбор лектотипа, произведенный Цыреновой (1985), можно считать правильным.

Необходимо отметить, что процитированный в протологе экземпляр, собранный на территории Японии («Japoniae insula Kiusiu, prov. Simabara»), относится к другому виду, а именно к *G. tripartitum* Knuth.

Sect. 6. *Orientalia* (Tsyren.) Novosselova comb. nov. — Sect. *Striata* Knuth subsect. *Orientalia* Tsyren. 1985, Бот. журн. 70, 9: 1258.

Тип: *G. nepalense* Sweet.

Виды этой секции отличаются от представителей секции *Sibirica* двуцветковыми и прямостоячими при плодах цветоножками (а не обычно одноцветковыми, при плодах отгибающимися), а также постепенно и несильно суженными к основанию тычиночными нитями, опушенными по всей поверхности (а не резко и довольно сильно расширенными в основании, по краям реснитчатыми).

12. *G. thunbergii* Siebold et Zucc. ex Lindl. et Paxt. 1851, Fl. Gard. 1:186; Ohwi, 1965, Fl. Jap.:579; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:148. — *G. nepalense* auct. non Sweet: Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:192, p. p.

Описан по экземплярам, выращенным из семян в саду Лондонского общества садоводов; лектотип (Yeo, 1992): «[Cult. Garden of the Horticultural Society of London] (H. H. S), Herb. J. Lindley, purchased 1866» (CGE).

По берегам водоемов, по сорным местам.

Камч. (о-в Кунашир).

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.) и Вост. (сев.-вост.) Азия.

Sect. 7. *Sobolifera* Novosselova sect. nov.

Planta tam caules erectos, quam procumbentes longos praebebat. Stipulae coriaceae connatae fusciculo-virides. Pedicelli fructificatione erecti.

Типус: *G. soboliferum* Kom.

Растение имеет помимо прямостоячих длинные лежащие побеги. Прилистники кожистые, сросшиеся, буровато-зеленые. Цветоножки при плодах прямостоячие.

Тип: *G. soboliferum* Kom.

13. *G. soboliferum* Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3:433; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:143; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14:12, табл. 4, рис. 7; Ohwi, 1965, Fl. Jap.:578; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.:419; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:145.

Описан из Северо-Восточного Китая и Северной Кореи; лектотип (Цыренова, 1985): «Сев. Корея, округ Кансана, влажный луг на седловине хребта над Омеганом на Хёчхенгане, притоке р. Ялу, 3 VIII 1897, В. Л. Комаров» (LE! cum syntypis).

На сырых и болотистых лугах.

Уссур. (юж.).

Общ. распр.: Сев. (юго-вост.) и Вост. (сев.-вост.) Азия.

Subgen. 2. *Robertium* (Picard) Rouy

1897, in Rouy et Fouc. Fl. Fr. 4:94. — *Robertium* Picard, 1837, Mém. Soc. Agric. Boulogne-sur-Mer, 2, 1:134.

Лектотип (Yeo, 1984): *G. robertianum* L.

Sect. 1. *Batrachioides* Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. Helv.:139.

Лектотип (Yeo, 1984): *G. pyrenaicum* Burm. f.

14. *G. pusillum* L. V—VI 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2:1144; Burm. f. VIII 1759, Specim. Bot. Geran.:27; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:48; Бобр. 1949, Фл. СССР, 14:52, табл. 5, рис. 4; D. A. Webb a. I. K. Ferguson, 1968, Fl. Europ. 2:198; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9:382; Новоселова, 1998, Бот. журн. 83, 1:122.

Описан из Европы? («Habitat in Anglia et Gallia» — Burman, 1759; местонахождение типа неизвестно).

Заносное по сорным местам.

Уссур. (г. Владивосток).

Общ. распр.: Атл., Сев. (кроме Крайнего Севера), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. и Ср. Азия; Сев. Америка (заносное).

Примечание. Вид приводится нами для изучаемой территории впервые. Единственный гербарный экземпляр *G. pusillum*, собранный в Приморском крае («г. Владивосток, Суифунская ул., у здания пожарной

команды ... на куче земли...», 12 VIII 1931 г., И. В. Попов») был ошибочно определен Цыреновой (1985, 1988) как *G. rotundifolium* L. Вероятнее всего, вид попал в г. Владивосток в результате заноса.

В статье не приводится секция *Trygonium* Dumort., к которой относится исключенный нами из состава флоры вид *G. rotundifolium*. Мы рассматривали данную секцию ранее (Новоселова, 1998б), а здесь выбираем ее лектотип.

Sect. *Trygonium* Dumort. 1827, Fl. Belg.: 112, p. p. — Sect. *Columbinum* Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. Helv.: 140, p. p. Лектотип (Новоселова, h. l.): *G. columbinum* L.

Gen. 2. *Erodium* L'Her.

1737, Geran.: tab. 1—6.

Лектотип (Hanks, Small, 1907): *E. crassifolium* Soland.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ERODIUM*

1. Листья в очертании яйцевидные, перисторассеченные или перистораздельные, их доли (обычно, кроме нижней пары) низбегающие на стержень. Опушение из нежелезистых волосков. Мерикарпии без складок под ямками 1. *E. stephanianum*.
- + Листья в очертании продолговатые, перисторассеченные, их доли четко отграничены от стержня. Опушение из железистых волосков. Мерикарпии со складками под ямками 2. *E. cicutarium*.

1. *E. stephanianum* Willd. 1800, Sp. Pl. 3:625; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:272, fig. 80; Введ. 1949, Фл. СССР, 14:65; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:149; Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10:90.

Описан из Восточной Сибири (Даурия) («Habitat in Davuria ad fluvium Tschicoi»); тип: (В?).

Заносное по сорным местам, на лугах.

Зее-Бур., Уссур.

Общ. распр.: Сев. (юг), Средн. (вост.), Центр. и Вост. Азия.

2. *E. cicutarium* (L.) L'Her. 1789, in Ait. Hort. Kew. 2:414; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53:274; Введ. 1949, Фл. СССР, 14:71; D. A. Webb a. Chater, 1968, Fl. Europ. 2:202; Цыренова, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3:149; Новоселова, 1996, Бот. журн. 81, 10:90; Цвел. 1996, Фл. Вост. Евр. 9:387; Новоселова, 1998, Бот. журн. 83, 5:111. — *Geranium cicutarium* L. 1753, Sp. Pl.:680.

Описан из Европы («Habitat in Europae sterilibus cultis»); тип: Herb. Linn. N 858.43 (LINN, photo LE!).

Заносное по сорным местам.

Аркт.: Чук.; Камч., Охот., Уссур.

Общ. распр.: Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост и Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост., Юго-Вост., Южн. Азия; Сев.-Зап. и Вост. (заносное) Африка; Америка (заносное); Австралия (заносное).

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48933) и в рамках подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров Е. Г. Род Герань — *Geranium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 2—62.
Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.
Новоселова М. С. Обзор семейства *Geraniaceae* Центральной Азии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 83—91.

- Новоселова М. С. Виды подрода *Robertium* рода *Geranium* (*Geraniaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 1. С. 120—126.
- Новоселова М. С. Виды рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*) подрода *Geranium* флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. СПб., 1998б. Т. 31. С. 143—158.
- Новоселова М. С. Род *Erodium* (*Geraniaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 1998в. Т. 83. № 5. С. 107—112.
- Флора СССР. Указатели к томам 1—30. М.; Л., 1964. 264 с.
- Цыренова Д. Ю. Род *Geranium* (*Geraniaceae*) во флоре советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1636—1644.
- Цыренова Д. Ю. Сем. Гераниевые — *Geraniaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 140—150.
- Burman N. L. Specimen botanicum de Geraniis. Leyden, 1759. 52 p.
- Franchet A. R., Savatier L. Enumeratio plantarum in Japonia sponte crescentium. Parisiis, 1879. Vol. 2. 789 p.
- Frey J. Plantae Karoanae amuricae et zeäensae // Österr. Bot. Zeitschr. 1902. Jahrg. 52. N 1. P. 15—25.
- Hanks L. T., Small J. K. *Geraniaceae* // North American Flora. New York, 1907. Vol. 25. Part 1. P. 3—24.
- Kitagawa M. Neo-Lineamenta florae Manshuricae... // Flora et vegetatio mundi. Vaduz, 1979. Bd 4. P. 1—715.
- Knuth R. *Geraniaceae* // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1912. H. 53. 640 S.
- Maximowicz C. J. Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. III // Bull. Acad. Sci. Pétersb. 1880. T. 26. P. 420—542.
- Nakai T. A synoptical sketch of Korean flora... // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1952. N 31. P. 1—152.
- Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.
- Yeo P. F. Fruit-discharge-type in *Geranium* (*Geraniaceae*): its use in classification and its evolutionary implications // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1984. Vol. 89. N 1. P. 1—36.
- Yeo P. F. A revision of *Geranium* in south-west China // Edinburgh Journ. Bot. 1992. Vol. 49. N 2. P. 123—211.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 X 1998

E-mail novoselova@herb.bin.ras.spb.ru

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 : 581.9(470.51/.54)

© А. Г. Пауков

НАХОДКИ *CALOPLACA GRIMMIAE* (LICHENES)
НА СРЕДНЕМ УРАЛЕA. G. PAUKOV. ON THE RECORDS OF *CALOPLACA GRIMMIAE* (LICHENES)
IN MIDDLE URALS

Приведены сведения о местонахождениях нового для Урала паразитического вида лишайника — *Caloplaca grimmiae*. Находки на Среднем Урале приурочены в основном к хорошо прогреваемым местообитаниям по береговым скальным выходам. *C. grimmiae*, вероятно, устойчив к загрязнению, однако обладает более узкой экологической амплитудой по сравнению с видом-хозяином.

Ключевые слова: новая находка, *Caloplaca grimmiae*, Урал.

В результате исследования лишайников на ультраосновных породах в Свердловской обл. был обнаружен новый для Урала вид — *Caloplaca grimmiae* (Nyl.) Oliv. Он отмечен в Северной Америке (США), Азии (Иран, Китай, Монголия, Турция), Европе (Австрия, Болгария, Венгрия, Германия, Греция, Испания, Италия, Норвегия, Румыния, Украина, Финляндия, Франция, Чехия, Швейцария, Швеция), на Кавказе (Россия) (Голубкова, 1981; Poelt, Kalb, 1985; Окснер, 1993), Африке (Канарские острова) (Hafellner, 1995). Однако для таких обширных горных регионов, как Урал и Алтай, этот вид ранее не указывался (Седельникова, 1990; Рябкова, 1998). Находки *C. grimmiae* на Среднем Урале оторваны от известных местонахождений и являются одними из самых северных для этого вида.

C. grimmiae является облигатным паразитом на *Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg. (Poelt, Kalb, 1985). Слоевища собранных экземпляров слабо развиты и иногда представлены сероватыми или серовато-зеленоватыми зернышками вокруг апотециев. Апотеции расположены группами или одиночно среди чешуек слоевища хозяина. Диск округлый, ярко-оранжевый до темно-оранжево-красноватого, плоский или слабо выпуклый, окружен темным, сероватым или серовато-черным слоевищным краем. Апотеции располагаются на уровне слоевища *Candelariella vitellina* и не выделяются над поверхностью или в случае его слабого развития превышают таллом.

Гимениальный слой 55—65 мкм выс. Эпитеций 6—8 мкм толщ., парафизы простые или слаборазветвленные, 2 мкм толщ., в апикальной части утолщены до 3—5 мкм. Гипотеций около 30 мкм толщ. Эксципул образован радиально расположенными гифами. Сумки с 8 спорами, расположенными в 2 ряда. Споры (9)13—16 × 6—7 мкм, отчетливо биполярные. Под гимениальным слоем находятся группы водорослей. Диск апотециев K+ краснеет.

Caloplaca grimmiae встречается на хорошо прогреваемых выходах ультраосновных и основных пород, обычно приуроченных к береговому склону. Вид является, вероятно, довольно распространенным на Среднем Урале, поскольку был обнаружен практически на всех изученных скальных обнажениях.

Известные местонахождения (сборы автора).

Свердловская область. Сысертский р-н. 2 км к западу от г. Двуреченск, серпентинитовые выходы на р. Сысерт, на *Candelariella vitellina*, 15 VII 1997, А. Пауков (LE); г. Екатеринбург, Уктусские горы, Нижнеисетский лесопарк, пироксенитовые обнажения, на слоевищах *Candelariella vitellina*, 18 VIII 1997; пос. Старопышминск, правый берег р. Пышма, серпентинитовые выходы, на слоевищах *Candelariella*

vitellina, 6 VI 1998; г. Реж, левый берег водохранилища на р. Реж, серпентиниты, на слоевищах *Candelariella vitellina*, 8 VII 1998; Режевской р-н, д. Глинское, базальтовые выходы на р. Реж, на слоевищах *Candelariella vitellina*, 22 VII 1998.

В большинстве местообитаний вид малочислен. Наиболее хорошо развитые популяции *Caloplaca grimmiae* отмечены на серпентинитовых обнажениях в окрестностях пос. Старопышминск.

J. Poelt и K. Kalb (1985) отмечают, что *C. grimmiae* устойчив к загрязнению атмосферного воздуха. Находки на территории города Екатеринбурга подтверждают это мнение.

C. grimmiae обладает селективностью по отношению к субстрату, на котором произрастает вид-хозяин. *Candelariella vitellina* является эвритоным видом. Он отмечен на разных типах горных пород (кислые, ультраосновные и основные), а также на древесном субстрате (кора и древесина), тогда как *Caloplaca grimmiae* паразитирует на *Candelariella vitellina*, произрастающем только на пироксенитах, серпентинитах и базальтах.

В связи с приуроченностью вида к наиболее теплым склонам мы предполагаем, что *Caloplaca grimmiae* может быть встречен и в более южных районах Уральских гор.

Выражаю благодарность Е. В. Пушкареву (Институт геологии УрО РАН, Екатеринбург) за помощь в определении горных пород.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с. (Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. 16).

Окснер А. Н. Флора лишайников Украины Київ, 1993. Т. 2. Вып. 2. 537 с.

Рябкова К. А. Систематический список лишайников Урала // Новости сист. низш. раст. СПб., 1998. Т. 32. С. 81—87.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 172 с.

Hafellner J. Bemerkenswerte Funde von Flechten und lichenicolen Pilzen auf makaronesischen Inseln III. Einige bisher auf den Kanarischen Inseln übersehene lecanorale Arten // Linzer Biologische Beiträge. 1995. Bd 27. N 2. S. 489—505.

Poelt J., Kalb K. Die Flechte *Caloplaca congregiata* und ihre Verwandten: Taxonomie, Biologie und Verbreitung // Flora. 1985. Bd 176. S. 129—140.

Уральский государственный университет им. М. Горького

Екатеринбург

E-mail: Alexander.Paukov@usu.ru

Получено 4 XI 1998

SUMMARY

The data on the locations of *Caloplaca grimmiae* (Nyl) Oliv. are presented. In the Middle Urals this species is situated mainly on well-warmed up rocky outcrops at river banks. *Caloplaca grimmiae* is probably appear resistant to air pollution, however has a narrower ecological range in comparison with its host species.

© Л. В. Аверьянов

**GLYCYRRHIZA KORSHINSKYI — НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ ВИД
И РОД СЕМЕЙСТВА FABACEAE
ВО ФЛОРЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

L. V. AVERYANOV. GLYCYRRHIZA KORSHINSKYI
A NEW ADVENTITIOUS SPECIES AND GENUS OF FABACEAE FAMILY
IN THE FLORA OF LENINGRAD DISTRICT

Приведено местонахождение на территории Ленинградской обл. нового для флоры этого региона адвентивного вида *Glycyrrhiza korshinskyi*, распространенного в зоне степей и полупустынь на крайнем юго-востоке Европейской России, юго-западе Западной Сибири и северо-западе Казахстана.

Ключевые слова: новая находка, *Glycyrrhiza korshinskyi*, Ленинградская обл.

В начале сентября 1998 г. во время ботанической экскурсии по изучению сорной растительности окрестностей г. С.-Петербурга нами была найдена многочисленная группа экземпляров нового для флоры Ленинградской обл. вида — *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. Обнаруженная группа была представлена приблизительно 25—30 нормально развитыми крупными экземплярами, имеющими прямостоячие и частично полегающие побеги 0.6—1.2 м дл. Наиболее мощные побеги несли в пазухах листьев отмирающие цветоносы с остатками листочков околоцветника и немногочисленными недоразвитыми плодами. Найденные растения имели возраст по приблизительной оценке не менее 15—20 лет и росли сплошной компактной зарослью вдоль железнодорожной насыпи на задернованном гравийном покрытии среди высокого разнотравья и низкорослых кустов ив.¹ В ближайших окрестностях других экземпляров этого вида замечено не было. Обнаруженные экземпляры полностью соответствуют первоописанию *G. korshinskyi* (Григорьев, 1930) и типу этого вида, хранящемуся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Переходных черт, сближающих их с более широко распространенным интрогрессирующим викарным видом ближайшего родства — *G. uralensis* Fisch., они не несут.

G. korshinskyi является довольно редким равнинным видом, распространенным главным образом в зоне степей и полупустынь Заволжья, на Южном Урале, крайнем юго-западе Западной Сибири и севере Казахстана (Григорьев, Васильченко, 1948; Семиотрочева, 1961; Васильева А. и др., 1962; Михайлова В., 1966; Терехова, 1969; Мусаев, 1976; Мусаев, Надежина, 1976; Васильева Л., 1987; Куваев, 1988; Yakovlev et al., 1996). Основная часть ареала этого северо-туранского вида, эндемичного для междуречья Волги, Урала, Тобола, Ишима и Сарысу (Григорьев, 1930; Мусаев, 1976; Мусаев, Надежина, 1976), охватывает территорию северного Казахстана (Семиотрочева, 1961; Васильева А. и др., 1962; Михайлова В., 1966; Терехова, 1969). Лишь на северо-западном пределе своего распространения в Арало-Каспийском регионе и на Южном Урале *G. korshinskyi* незначительно заходит на территорию России, где отмечается в Астраханской, Куйбышевской, Оренбургской, Саратовской, Челябинской, Курганской областях и Башкирии (Карнаух, 1966; Васильева Л., 1987; Куваев, 1988; Михайлова Т., 1989; Yakovlev et al., 1996). Таким образом, новое, неожиданно обнаруженное местонахождение *G. korshinskyi* в Ленинградской обл. географически отстоит более чем на 1400 км к северо-западу от ближайших мест естественного обитания вида. Насколько нам известно, солодка Коржинского среди заносных или одичавших растений за пределами своего естественного исторически сложившегося

¹ Гербарные образцы, документально подтверждающие местонахождение вида (с этикеткой: «*Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. Окрестности г. С.-Петербурга. Около ст. Броневая Витебской железной дороги. Вдоль железнодорожной насыпи, по откосу юго-восточной экспозиции, на задернованном гравийном покрытии среди высокого разнотравья и низкорослых кустов ив. Многочисленная, но, по-видимому, одна единственная группа. 06 сентября 1998 г. Собр.: Аверьянов Л., Аверьянова А.»), переданы на хранение в Гербарий Ботанического института РАН (LE).

ареала ранее никем не отмечалась и на этом основании может считаться новым адвентивным видом не только во флоре Ленинградской обл., но и во флорах центра и севера Европейской России.

Уместно отметить, что *G. korshinskyi* является ценнейшим лекарственным растением, природные ресурсы которого на территории России весьма ограничены (Михайлова В., 1966; Мусаев, 1976; Мусаев, Надежина, 1976). Почти повсеместно в области своего распространения этот вид вполне заслуженно требует охраны и научно обоснованных рекомендаций для организации его рационального использования. С полным основанием солодка Коржинского занесена в ряд региональных и общероссийских красных книг и списков охраняемых растений (Габриэлян и др., 1975, 1981; Горчаковский, Шурова, 1982; Куваев, 1988). С другой стороны, находка *G. korshinskyi* в числе адвентивных растений и способность этого вида к частичной натурализации при заносе семян далеко за пределы его естественного ареала с очевидностью говорят о возможности успешного культивирования этого растения в более северных областях, что существенным образом расширяет перспективы его использования для получения ценного лекарственного сырья, широко используемого в научной медицине.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Л. И. Род 22. Солодка — *Glycyrrhiza* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 84—86.
- Васильева А. В., Гамаюнова А. П., Голоскоков В. П. и др. Иллюстрированный определитель растений семейства бобовых Казахстана. Алма-Ата, 1962. 358 с.
- Габриэлян Э. Ц., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1975. 203 с.
- Габриэлян Э. Ц., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1981. 263 с.
- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.
- Григорьев Ю. С. К систематике рода *Glycyrrhiza* L. // Изв. ГБС. 1930. Т. 29. Вып. 1-2. С. 92—98.
- Григорьев Ю. С., Васильченко И. Т. Род 811. Солодка — *Glycyrrhiza* L. // Флора СССР. М.; Л., 1948. Т. 13. С. 230—240.
- Карнаух Е. Д. Сем. 50. *Leguminosae* — Бобовые // Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л., 1966. С. 269—292.
- Куваев В. Б. Солодка Коржинского. *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 191—192.
- Михайлова В. П. Запасы, распространение и опыт по введению в культуру солодки в Казахстане // Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л., 1966. С. 52—58.
- Михайлова Т. П. Сем. 63. *Fabaceae* Lindl. (*Leguminosae* Juss., *Papilionaceae* Giseke) — Бобовые // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1989. С. 88—115.
- Мусаев И. Ф. Ареаграфическая характеристика видов солодки // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1976. Вып. 3. С. 85—111.
- Мусаев И. Ф., Надежина Т. П. Солодка Коржинского — *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1976. С. 84—85, 302.
- Семитотрочева Н. Л. Род 504. Солодка — *Glycyrrhiza* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 5. С. 411—416.
- Терехова В. И. Род 24. Солодка — *Glycyrrhiza* L. // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата, 1969. Т. 1. С. 623—624.
- Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia. Kew, 1996. 724 p.

© В. В. Бялт

РЕДКИЕ И НОВЫЕ ЗАНОСНЫЕ РАСТЕНИЯ ДЛЯ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. V. BYALT. A RARE AND NEW ADVENTIVE PLANTS
OF THE MURMANSK DISTRICT

Приведены сведения о ряде новых для Мурманской обл. адвентивных видов цветковых растений и некоторых редких дикорастущих видах.

Ключевые слова: флора, Мурманская область, новые находки, редкие растения.

В ходе совместной Российско-Финской экологической экспедиции в Мурманской обл., проходившей летом 1997 г. в окрестностях городов Мончегорска и Кировска, нами были собраны некоторые новые для флоры этого региона виды цветковых растений, а также обнаружены некоторые редкие заносные и дикорастущие растения.

В последние 130—150 лет воздействие человека на природу Мурманской обл. сильно возросло. Были построены многочисленные железные и грунтовые дороги, увеличились сельскохозяйственные площади под различными культурами, что сильно сказалось на обогащении флоры адвентивными видами цветковых растений. По обочинам дорог и на сорных местах стали появляться заносные виды, ранее отсутствовавшие в автохтонной флоре Кольского п-ова. Например, J. Fellman (1831), составивший первый список видов растений Кольского п-ова, отметил 41 вид сорных растений, а N. Fellman (1864) в подобном списке указал 45 видов рудеральных и сорных растений, тогда как, по сведениям Е. В. Шляковой (1982), флора Мурманской обл. включает в себя 200 сорных и рудеральных видов сосудистых растений. Из них 143 вида являются заносными видами, или антропохорами. Процесс увеличения количества антропохоров продолжается и в настоящее время, о чем свидетельствуют публикуемые данные.

Далее приводятся наиболее интересные флористические находки сосудистых растений, гербарные образцы которых хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) в Санкт-Петербурге.

Armoracia rusticana (Lam.) Gaertn., Mey. et Schreb. Новый вид для флоры Мурманской обл. Ранее указывался в качестве одичавшего только для Карелии (Раменская, Андреева, 1982) и более южных районов северо-запада (Определитель, 1981). Обнаружено несколько мощных, обильно цветущих и плодоносящих кустов в окрестностях г. Мончегорска, на бывшей просеке ЛЭП. Остается загадкой, как они могли сюда попасть, так как обычно это растение «убегает» в природу из огородов, а в окрестностях Мончегорска из-за сильного загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами практически нет огородов или приусадебных участков.

Bromus arvensis L. Редкий заносный вид во флоре Мурманской обл. Ранее указывался как полевой сорняк для Хибин и Мончегорска (Раменская, Андреева, 1982). Нами собран на обочинах дороги Санкт-Петербург—Мурманск на 1224-м и 1245-м км. По-видимому, в настоящее время вид активно распространяется вдоль дорог, поэтому может быть найден и в других местах Мурманской обл.

Bunias orientalis L. Редкий заносный вид для флоры Мурманской обл. Найден нами в окрестностях г. Мончегорска (близ Мончегорского обогачительного комбината). Ранее указывался для более южных районов области (г. Апатиты и южнее) (Шлякова, 1982; Раменская, Андреева, 1982).

Descurainia sophia (L.) Prantl. Редкий заносный вид для флоры Мурманской обл. Найден нами в старом карьере в окрестностях г. Мончегорска. В Мурманской обл. встречается спорадически по сорным местам (Раменская, Андреева, 1982). В более южных районах это уже обычный адвентивный вид. По-видимому, в Мурманской обл. продолжается активное его распространение.

Elymus fibrosus (Schrenk) Tzvel. Новый вид для флоры Мурманской обл. Ранее указывался только для Прионежья (Раменская, Андреева, 1982). Нами собран на обочине дороги Санкт-Петербург—Мурманск (1245-й км), близ моста через р. Витте.

Eriophorum gracile C. Koch. Редкий дикорастущий вид флоры Мурманской обл. Обнаружен нами на верховом сфагново-осоковом болоте в 28 км южнее г. Мончегорска (1230-й км трассы Санкт-Петербург—Мурманск). *E. gracile* произрастает здесь вместе с более обычными видами пушиц — *E. polystachion* L. и *E. vaginatum* L. Верховое болото, на котором найден *E. gracile*, отличается большим флористическим богатством. Здесь также произрастают *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lonicera altaica* Pall. (на краю болота, вдоль ручья), *Carex capillaris* L., *C. flava* L., *Pinguicula alpina* L., *P. vulgaris* L., *Bartsia alpina* L., *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. и многие другие достаточно интересные растения.

E. russeolum C. Hartm. Относительно редкий вид для Мурманской обл. Особенно редко он встречается в полосе редкостойных лесов, а для материковой части указывается только для окрестностей пос. Куолаярви (Раменская, Андреева, 1982). Нами обнаружен на левом берегу р. Мончи близ г. Мончегорска. Большая его популяция росла среди *E. scheuchzeri* Норре на заливаемом паводками песчаном месте в 10—15 м от уреза воды. От *E. scheuchzeri* это растение очень хорошо отличается ярко-рыжими волосками пуховки (а не чисто-белыми). В других местах в окрестностях Мончегорска этот вид полностью отсутствует, тогда как *E. scheuchzeri* наряду с *E. polystachion* и *E. vaginatum* встречается достаточно часто (даже в самых загрязненных местах).

Galium verum L. Редкий заносный вид для флоры Мурманской обл. Ранее приводился для крайнего северо-запада и запада (Куолаярви) области (Кузенева, 1965; Шлякова, 1982; Раменская, Андреева, 1982). Найден нами в окрестностях г. Мончегорска (близ Мончегорского обогатительного комбината). Несколько хорошо развитых цветущих растений росло на нарушенном местообитании среди отвалов.

Heracleum sosnovskyi Manden. Ранее не приводился для флоры Мурманской области. Нами собран в окрестностях филиала Полярно-Альпийского ботанического сада в г. Апатиты. Несколько крупных цветущих растений росли на обочине дороги, вне территории сада. Совершенно очевидно, что растения случайно попали сюда из ботанического сада и одичали.

Listera cordata (L.) R. Bg. Редкое растение для флоры Мурманской обл. Обнаружен нами в подножии Хибинов, в 15 км юго-восточнее г. Кировска. Растения росли на старых замоховевших пнях в редкостойном ельнике. Другая находка приурочена к 1239-му км трассы Санкт-Петербург—Мурманск. *L. cordata* растет здесь на склоне небольшой горы (отрог Чунатундры) среди редкостойного ельника на небольших незадернованных, но покрытых мхом проплешинах вдоль ручейка.

Papaver somniferum L. Новый заносный вид для флоры Мурманской обл. Ранее не приводился для этого региона (Раменская, Андреева, 1982). Обнаружен на свалке в старом карьере близ г. Мончегорска.

Polygonum weirichii Fr. Schmidt. Редкий заносный вид во флоре Мурманской обл. В настоящее время очень активно распространяется вдоль дорог. В диком виде этот вид произрастает на о-ве Сахалин, но достаточно широко культивируется в европейской части России из-за высокой декоративности. В Мурманской обл. интродуцирован в Полярно-Альпийском ботаническом саду, откуда и распространился на нарушенные местообитания. В настоящее время его можно наблюдать на расстоянии 60 км от сада и его филиала в г. Апатиты.

Puccinellia distans (Jacq.) Parl. Редкий заносный вид во флоре Мурманской обл. Ранее указывался для окрестностей Кандалакши и Мурманска (Раменская, Андреева, 1982). Нами найден на сорном месте в старом карьере близ г. Мончегорска и на обочине дороги Санкт-Петербург—Мурманск (1258-й км).

P. hauptiana V. Krecz. Редкий автохтонный вид для флоры Мурманской обл. Ранее указывался для Кандалакшского р-на Мурманской обл. (Соколов, 1994). До этого ни для Карелии, ни для Мурманской обл. не указывался (Раменская, Андреева, 1982).

Нами собран три раза по обочинам дороги Санкт-Петербург—Мурманск (1230-й, 1239-й и 1254-й км). По-видимому, встречается несколько чаще, чем *P. distans*.

Rosa acicularis Lindl. Относительно редкий вид (Орлова, 1965). Ранее собирався в основном южнее широты г. Кандалакши, а также на крайнем северо-западе области. Нами найден в окрестностях г. Мончегорска, на просеке ЛЭП, вместе с *Armoracia rusticana*.

Автор выражает благодарность за помощь в определении злаков Н. Н. Цвелеву, рода *Heracleum* — В. М. Виноградовой, а рода *Eriophorum* — М. С. Новоселовой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кузенева О. И. Сем. *Rubiaceae* // Флора Мурманской области. М.; Л., 1965. Т. 5. С. 153—162, карты 38—41.
- Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. Л., 1981. 376 с.
- Орлова Н. И. Сем. *Rosaceae* // Флора Мурманской области. М.; Л., 1965. Т. 5. С. 50—119, карты 19—45.
- Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 432 с.
- Соколов Д. Д. Новые и редкие виды для флоры Мурманской области и Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 96—100.
- Шлякова Е. В. Каталог сорных растений Мурманской области. Апатиты, 1982. 65 с.
- Fellman J. Index plantarum phanerogamarum in territorio Kolaensi lectarum // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1831. Vol. 3. P. 297—382.
- Fellman N. J. Plantae vasculares in Lapponia orientalis sponte nascentes // Notis. Sallsk. Fauna Fl. Fenn. Forhandl. 1864. P. 1—99.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 23 X 1998

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (480)

Retkeilykasvio (Field flora of Finland) / Ed. by L. Hamet-Ahti, I. Suominen, T. Ulvinen, P. Uotila. Ed. 4. Helsinki, 1998. 656 p. (Полевая флора Финляндии. 4-е изд. Хельсинки, 1998. 656 с.)

N. N. TZVELEV. (A REVIEW). RETKEILYKASVIO (FIELD FLORA OF FINLAND). ED. 4. 1998

Вышло в свет 4-е издание «Retkeilykasvio» («Полевая флора Финляндии»), несомненно представляющее большой интерес для ботаников России, особенно для флористов и систематиков соседних с Финляндией Ленинградской и Мурманской областей, а также Карелии. Финские коллеги предпочитают регулярно переиздавать эту «Флору» в качестве основного руководства по определению растений, дополняя и совершенствуя ее содержание. Хотя в этой книге отсутствуют цитаты при родах и видах, представляющие интерес для специалистов-систематиков, по количеству и разнообразию приведенной в ней информации ее можно считать, скорее, «Флорой», чем «Определителем».

Авторами «Полевой флоры» существенно усовершенствован ключ для определения семейств (стр. 22—34), который является здесь и ключом для определения многих родов. Все семейства, а отчасти и роды разделены в нем на 12 легко определяемых групп, из которых можно упомянуть деревья и кустарники, водные растения, растения без развитых листьев, растения с розетками листьев и безлистными стеблями и т. п. Разумеется, в сомнительных случаях семейство или род помещены в несколько групп. Такой ключ гораздо удобнее обычно используемых ключей для определения семейств, в которых часто используются важные в систематическом отношении, но неудобные для практического использования признаки.

Все таксоны «Полевой флоры» расположены в порядке одного из вариантов современной системы, что, на наш взгляд, совершенно необходимо. Неудобства, связанные с расположением видов (а иногда и других таксонов) по алфавиту (например, в многотомной «Флоре Сибири»), достаточно очевидны. Для родов кроме латинского названия приведено финское название, а для видов — финское и шведское названия. Роды более чем с 2 видами имеют краткие диагнозы, отсутствующие у родов, представленных одним видом, что вполне логично, учитывая наличие кратких диагнозов у всех видов, которые как бы компенсируют значительную лаконичность ключей для их определения. Внутривидовые таксоны рангом выше вида не приводятся даже в самых крупных родах, где присутствие их, пожалуй, было бы полезным для вынесения суждений о родстве видов.

Для всех видов, кроме краткого диагноза, приведены их хромосомные числа, время цветения, краткая экологическая характеристика и сведения об их общем ареале. Довольно часто используемые таксоны подвидового ранга не включены в ключи для определения видов, однако для них даны краткие сравнительные диагнозы и другая информация, приведенная для видов.

Как и в предыдущих изданиях «Полевой флоры», географическое распространение видов в Финляндии показано на прилагаемых ко всем видам и подвидам картах ареалов. В Финляндии уже давно разработано и широко используется в различных биологических работах естественное биогеографическое районирование (оно показано на стр. 12), согласно которому относительно небольшая по площади страна

делится на 21 биогеографическую провинцию в направлении с юго-запада на северо-восток, причем каждая провинция имеет свое постоянное обозначение (например, Аландские о-ва — Al, район Або (Турку) — Ab и т. п.). Присутствие какого-либо вида в определенной провинции показано на карте одним кружком различного типа: аборигенные виды показаны затушеванными кружками; виды-археофиты, давно занесенные в Финляндию и здесь натурализовавшиеся, — заштрихованными кружками; заносные и интродуцированные виды — пустыми внутри кружками, но при явной тенденции к натурализации — с добавлением небольшого затушеванного кружка в середине. Кроме того, широкое распространение вида в провинции отмечается более крупным кружком, а более узкое — небольшим. Если вид прежде встречался в данной провинции, но в настоящее время вымер, вместо кружка ставится крестик. Таким образом приведенные карты ареалов дают весьма ценную и многостороннюю информацию, доступную любому читателю, не знающему финского языка.

Нельзя не отметить, что за столь полной информацией о распространении видов в Финляндии стоит очень большая работа нескольких поколений финских коллег, основательно изучивших свою флору. К сожалению, сведения о распространении видов даже в такой относительно изученной провинции России, как Ленинградская обл., еще очень неполны, что делает составление подобных карт ареалов пока невозможным. Это связано с такими объективными трудностями, как отсутствие транспорта и хороших дорог, а также удобных полевых средств для сушки растений. Необходимо шире проводить уже начатое в Санкт-Петербургском государственном университете планомерное изучение локальных («конкретных», по А. И. Толмачеву) флор с обязательным сбором всех встречающихся в этих флорах видов.

Очень помогают при определении видов по «Полевой флоре» высококачественные иллюстрации всего растения или его отдельных частей, выполненные художником М. Koistinen, являющейся одновременно квалифицированным ботаником. Так, для всех осок даны рисунки мешочков — наиболее важной детали при их определении, а во многих случаях — и общих соцветий. В конце книги имеются хорошо иллюстрированный словарь морфологических терминов, указатели финских, шведских и латинских названий растений.

Обработки отдельных групп в «Полевой флоре» выполнены более чем 20 авторами (одним из которых является петербургский ботаник А. Н. Сенников — род *Hieracium*, совместно с W. Hackman), но основными из них являются редакторы этой книги: L. Hamet-Ahti, I. Suominen, T. Ulvinen и P. Uotila. Обработки большей части таких крупных семейств, как *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae* и *Asteraceae*, принадлежат А. Kurttu.

К несомненным достижениям авторов «Полевой флоры» принадлежит очень основательная проработка постоянно изменяющейся номенклатуры таксонов с учетом самой современной литературы. В этом отношении большое влияние на ее авторов оказала пятитомная «*Flora europaea*» (второе издание ее первого тома вышло в 1993 г.), авторы которой, естественно, не могли основательно проработать флору такой обширной и разнообразной территории, и потому в их обработках преобладает тенденция к укрупнению родов и видов с признанием большого количества подвидов.

В отношении объема семейств авторы «Полевой флоры» решились на выделение в качестве самостоятельных семейств *Cichoriaceae* из *Asteraceae* и *Cypripediaceae* из *Orchidaceae*. В современном, более узком понимании приняты семейства из родства *Liliaceae*. Все это достаточно обоснованно, однако многие специалисты по сложноцветным считают трибы *Cardueae* и *Mutisieae* более близкими к трибе *Cichorieae*, чем к другим трибам этого семейства. Род *Ruppia* здесь вполне обоснованно включается в *Potamogetonaceae*. Отметим, что по новейшим данным следует выделять род *Acorus* в особое семейство *Acoraceae*, а *Najadaceae* сближать с семейством *Hydrocharitaceae*.

В связи с отсутствием каких-либо объективных критериев для выделения родов возможны разные и как бы альтернативные точки зрения на их объем. Поэтому никак нельзя отнести к недостаткам «Полевой флоры» довольно широкий объем многих родов (*Ranunculus*, *Anemone*, *Lychnis*, *Silene*, *Sedum*, *Potentilla*, *Epilobium*, *Lythrum*,

Rhamnus, *Cornus*, *Peucedanum*, *Anagallis*, *Lithospermum*, *Satureja*, *Anchusa*, *Gnaphalium*, *Filago*, *Deschampsia*, *Bromus* и др.), традиционно разделяемых на более мелкие роды в российской ботанической литературе. Нельзя не отметить, что при различных точках зрения на объем родов в какой-либо конкретный промежуток времени в ходе развития систематики растений число родов все же неуклонно увеличивается главным образом за счет дробления ранее известных родов. Так, в настоящее время стали общепринятыми почти все многочисленные роды злаков, описанные А. М. Palisot Beauvois в 1812 г. в «*Essai d'une nouvelle agrostographie*» и после этого долго не признававшиеся ботаниками. В настоящее время, по-видимому, еще один род этого автора — *Schedonorus* Beauv. — заслуживает признания, так как принадлежащие к нему виды (это *Festuca pratensis*, *F. arundinacea* и *F. gigantea*) более близки к роду *Lolium*, чем к другим группам рода *Festuca*.

Во многих случаях авторы «Полевой флоры», отчасти следуя «*Flora europaea*», приняли более широкий объем видов по сравнению с объемом их в отечественных «Флорах» и «Определителях». У высших растений нет объективных критериев для разграничения видов и подвидов (критерий генетической изоляции здесь явно не выдерживает критики); и потому мы склонны считать названия одного и того же таксона в ранге вида и подвида как бы альтернативными и вполне допустимыми для одновременного использования, хотя пользоваться более длинными названиями подвидового ранга менее удобно. Из «микровидов» сложных апомиктических групп в «Полевой флоре» полностью приведены виды *Alchemilla* как наиболее изученные. Многочисленные микровиды *Ranunculus* из родства *R. auricomus* — *R. cassubicus* представлены здесь лишь 4 «сборными» видами: *R. cassubicus*, *R. fallax*, *R. monophyllus* и *R. auricomus*. В Финляндии микровиды этого родства могут считаться хорошо изученными (особенно благодаря работам G. Marklund), однако дать хороший ключ для их определения очень трудно, если вообще возможно. Более «повезло» еще более трудному в систематическом отношении роду *Taraxacum*, также традиционно изучавшемуся финскими ботаниками. В «Полевой флоре» даны удобные ключи для определения 90 видов этого рода, разделенных на секции и группы (это около половины всех приводившихся для Финляндии микровидов этого рода). Определению очень помогают рисунки наиболее типичных листьев 28 видов этого рода из родства *T. officinalis* s. l. Хорошие ключи для определения видов с рисунками многих из них приведены также для 69 видов *Hieracium* и для 7 видов с целым рядом гибридов в роде *Pilosella*.

Приведем несколько мелких замечаний главным образом в отношении номенклатуры некоторых видов.

Стр. 35. В Финляндии представлен не высокоарктический подвид *Huperzia selago* subsp. *arctica*, а более близкий к subsp. *selago* подвид subsp. *appressa* (или var. *appressa*).

Стр. 78. Название *Ranunculus friesianus* является более поздним синонимом *R. stevenii*, а встречающийся в Финляндии вид (или подвид) надо называть *R. nemorivagus*.

Стр. 85. Тип *Ranunculus ficaria* в Гербарии Линнеевского общества в Лондоне (N 715-12) имеет хорошо развитые клубеньки в пазухах листьев, в чем мы могли убедиться. Поэтому *R. ficaria* subsp. *bulbilifer* следует называть *R. ficaria* subsp. *ficaria*.

Стр. 86. Трудно согласиться с отнесением *Ranunculus baudotii* (в Финляндии встречается его северо-восточная раса — *R. marinus*) к числу подвидов *R. peltatus* s. l.

Стр. 137. Названию *Salsola kali* subsp. *iberica* соответствует в ранге вида *S. tragus*, и вряд ли это просто подвид.

Стр. 160. Тип *Viola montana* L. принадлежит к описанному позднее виду *V. elatior* Fries. Потому подвид *V. canina* s. l., к которому долгое время ошибочно применялось это название, следует, вероятно, основывать на *V. nemoralis* Kütz., а не на *V. montana*.

Стр. 177. Встречающийся в Финляндии *Alyssum desertorum* никак не может быть отождествлен с *A. turkestanicum*.

Стр. 226. Обычный сорный вид *Euphorbia virgata* стоит отделить от редкого и преимущественно несорного *E. esula*.

Стр. 298. Название *Epilobium glandulosum*, вероятно, имеет приоритет по отношению к *E. pseudorubescens* (*E. ciliatum* auct.), но никак не может быть отнесено к *E. bergianum*.

Стр. 386—389. Слишком широко приняты виды *Euphrasia stricta* и *E. nemorosa*.

Стр. 439. *Cirsium helenioides* — сибирский вид, заходящий в Европу лишь в бассейне р. Усы. Его тип в Гербарии Линнеевского общества в Лондоне (N 966-36) совершенно четко отличим от типа европейского *C. heterophyllum* (N 966-35), в чем мы убедились во время посещения этого Гербария в 1995 г.

Стр. 580. Название *Festuca elatior* L. внесено в список безусловно отвергаемых названий и не может быть принято для *F. arundinacea*.

Стр. 581. Признавая *Festuca arenaria* за подвид *F. rubra* s. l., вряд ли можно сохранить в качестве самостоятельных видов *F. richardsonii* и *F. diffusa*.

Стр. 582—583. Название *Festuca filiformis* имеет приоритет по отношению к *F. tenuifolia*, а для *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina, non Hack. ex Druce предложено название *F. brevipila* Fracey.

Стр. 611. *Calamagrostis stricta* следует называть *C. neglecta*. Отказ от последнего названия — результат грубой ошибки при изучении первоисточников.

В заключение следует указать на высокое полиграфическое качество рецензируемой книги. Однако главное ее достоинство — это продуманное до мельчайших деталей содержание, в котором все направлено на удобство пользования книгой как основным руководством для определения растений. Эта книга несомненно принадлежит к лучшим образцам современной ботанической литературы и, на наш взгляд, может служить прекрасным образцом для подобных «Флор» и «Определителей».

Рецензируя «Полевую флору», нельзя не отметить и другую финскую флористическую работу последнего времени — «Suomen puu- ja pensaskasvio» («Дендрофлора Финляндии»), изданную в 1992 г. четырьмя авторами: L. Hamet-Ahti, A. Palmen, P. Alanko и P. M. A. Figerstedt. Она также отличается самым высоким качеством исполнения, снабжена картами ареалов и прекрасными рисунками M. Koistinen. Эта книга очень существенно дополняет «Полевую флору» большим количеством культивируемых видов деревьев и кустарников.

© Н. Н. Цвелев

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 X 1998

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.31

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 5

Key issues in disturbance dynamics in boreal forests. Special feature Journal of vegetation science. 1998. Vol. 9, N 4. P. 463—610 (Ключевые вопросы динамики нарушений бореальных лесов. Журнал науки о растительности. (Специальный отдел). 1998)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (A REVIEW). KEY ISSUES
IN DISTURBANCE DYNAMICS OF BOREAL FORESTS. JVS. (SPECIAL FEATURE). 1998

Очередной «специальный отдел» занял полный номер журнала. В кратком «Введении» с тем же названием, что и название отдела, его редакторы Y. Bergeron (Канада), O. Engelman (Швеция), B. Harvey, H. Morin, L. Sirois (Канада) сформу-

лировали основную задачу исследований динамики в бореальных лесах: разработать прогноз изменений этих лесов в связи с наметившейся тенденцией потепления климата. При этом необходимо оценить не только прямое действие потепления климата, но и его косвенное влияние через изменение частоты пожаров, всплеск численности фитофагов и др.

Однако попыток обсуждения общих проблем динамики бореальных лесов в рецензируемом «отделе» немного. Они ограничиваются лишь двумя статьями: М. D. Flannigan, Y. Bergeron (Канада), O. Engelman (Швеция), B. M. Wotton (Канада) «Будущее естественных пожаров в циркумбореальных лесах в связи с глобальным потеплением» и E. A. Johnson, K. Miyashita, J. M. H. Weir (Канада) «Естественные пожары в западных канадских бореальных лесах: ландшафтные закономерности и использование экосистем».

В первой статье на основе анализа частоты пожаров в прошлом этот параметр прогнозируется на период потепления климата. Вывод авторов достаточно оптимистичен: при сложившихся тенденциях при потеплении климата частота пожаров не возрастет.

Во второй статье на примере Канады авторы показывают, что доля лесов, представляющих начальную стадию пирогенной восстановительной сукцессии, при «нормальной» частоте пожаров в общем лесном покрове тайги сравнительно невелика. Важно лишь встроить систему использования лесов в эту естественную мозаику растительности и не допускать накопления на поверхности почвы древесных остатков, которые служат главной причиной распространения пожаров на значительной территории.

Лесным пожарам посвящена большая часть статей. М. D. Flannigan, Y. Bergeron («Возможная роль нарушений в определении закономерности распределения *Pinus resinosa* на севере») показали, что почвенно-климатические факторы не влияют на распространение сосны. Оно контролируется частотой пожаров, к которым вид неустойчив. Сосняки сохраняются в условиях защищенности от пожаров (в первую очередь — на островах).

L. Lavoie, L. Sirois (Канада) («Изменения растительности, вызываемые современными пожарами в северных бореальных лесах на востоке Канады») сделали вывод о том, что частота пожаров регулирует границу между лесотундрой и тайгой (при частых пожарах граница тайги отступает на юг).

Y. Bergeron, A. Leduc (Канада) («Взаимотношение между изменением частоты пожаров и смертностью от листовёртки-почкоеда в юго-восточных канадских бореальных лесах») установили, что при более редких пожарах становится более массовым фитофаг *Choristoneura fumiferana*, что ставит его в положение основного регулятора плотности популяции пихты.

O. Skre, F. E. Wielgolaski, B. Moe (Норвегия) («Изменение биомассы и химического состава наиболее распространенных лесных растений после пожаров в западной Норвегии») привели данные о том, что после пожаров в напочвенном покрове возрастает роль *Calluna vulgaris*, видов *Polytrichum*, *Deschampsia flexuosa*, *Pteridium aquilinum* и, напротив, снижается участие *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Общая биомасса напочвенного покрова вначале возрастает, затем постепенно убывает. В фитомассе *Calluna vulgaris* и *Vaccinium myrtillus* после пожара возрастает содержание азота и фосфора.

M.-J. Simard, Y. Bergeron, L. Sirois (Канада) («Приживание всходов сосны в юго-восточных канадских бореальных лесах: роль субстрата») выявили связь возобновления хвойных пород (*Abies balsamea*, *Picea glauca*, *Thuja occidentalis*) с динамикой состава микроместообитаний в ходе пирогенной сукцессии: наиболее успешно хвойные возобновляются на средних стадиях сукцессии, где на поверхности почвы обильные остатки гниющей древесины, зарастающей мхами.

O. Engelman, O. Hofgaard, T. Arnborg (Швеция) («Тренд 293-летней сукцессии после пожара в старом лесу с *Pinus sylvestris* в северной Швеции») рассмотрели цикл пирогенной сукцессии, в ходе которой береза сменяется сосной, а затем — елью,

причем внедрению или способствует деятельность оленей, благоприятно влияющая на ее всходы.

В нескольких статьях обсуждаются результаты исследования гэп-мозаик. Так, Y. Van (Канада), H. Xu (Китай), Y. Bergeron, D. D. Kneeshaw (Канада) («Восстановление в гэпах неустойчивой к затенению *Larix gmelini* в старовозрастных бореальных лесах северо-восточного Китая») показали, что лиственница лучше всего возобновляется в полузатененных гэпах, хотя может расти и при полном освещении. Для самовосстановительного процесса этого вида пожар не является обязательным условием.

J. J. Campbell (Канада), L. Finer (Финляндия), Ch. Messier (Канада) («Продукция тонких корней в небольших экспериментальных гэпах в сукцессионных смешанных бореальных лесах») выяснили, что продукция тонких корней выше в гэпах молодого леса (до 40 лет), причем в их центре биомасса корней меньше, чем по краям. Впрочем, разница статистически достоверна только два первых года зарастания гэпа, а затем происходит выравнивание с аналогичными гэпами в старовозрастных лесах.

T. Kuuluvainen, P. Juntunen (Финляндия) («Влияние вариации микроместообитаний в ветровальных гэпах бореальных лесов с *Pinus sylvestris* на приживание всходов») установили, что всходы сосны лучше развиваются на понижениях, а березы — на возвышениях, образованных в результате вывала деревьев. В целом береза возобновляется лучше, чем сосна, этим объясняется смена пород в нарушенных бореальных лесах.

D. D. Kneeshaw, Y. Bergeron, L. De Grandpre (Канада) («Ранний ответ всходов *Abies balsamea* на искусственно создаваемое осветление») изучали влияние осветления полога на рост самосева и его архитектуру (отношение длины центрального побега к боковым). Осветление улучшало рост самосева, но не влияло на его количество.

В прочих статьях рассматриваются другие частные вопросы экологии леса. B. A. Roberts, K. W. Deering, B. D. Titus (Канада) («Влияние интенсивности рубок на свойства напочвенного покрова в лесах с *Betula papyrifera*, Ньюфаундленд») установили, что при интенсивности рубки обедняется химический состав подстилки, хотя в условиях более богатых почв в опад накапливается азот, а бедных — кальций.

T. Kuuluvainen, K. Syrjanen, R. Kalliola (Финляндия) («Структура девственных лесов с *Picea abies* в северо-восточной Европе») приводят таксационные характеристики лесов западной части Уральских гор на территории Коми.

Общее впечатление от рецензируемого «специального отдела» двойственное: среди приводимых экспериментальных данных, безусловно, много интересного, хотя часть их подтверждает очевидные закономерности (возрастание биомассы напочвенного покрова в первые годы пирогенной сукцессии, обеднение подстилки при интенсивных рубках, способность лиственницы возобновляться вне зависимости от пожаров). Главное, что содержание большинства статей слишком частное, чтобы пролить свет на решение тех вопросов, которые были сформулированы в вводной статье.

© Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

Башкирский государственный
университет
Башкирский государственный
педагогический институт
Уфа

Получено 18 XII 1998

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 001.4 : 58

РЕГИСТРАЦИЯ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ — НЕЖЕЛАТЕЛЬНАЯ,
ИЗЛИШНЯЯ И НЕРАБОТОСПОСОБНАЯ СИСТЕМАN. TURLAND, G. DAVIDSE. PLANT NAMES REGISTRATION:
UNDESIRABLE, UNNECESSARY AND UNWORKABLE

Ни один ботаник не должен игнорировать проблему регистрации новых названий растений. Как отмечают W. Greuter и J. McNeill (1993:235), «этот вопрос имеет фундаментальное значение для номенклатуры будущего, и поэтому его следует очень тщательно обсудить». Цель регистрации — устранить недостатки в существующих ботанических номенклатурных справочниках (например, «Index Kewensis» и «Stur-togam indexes»; Faegri, 1991) особенно в прослеживании впервые предложенных названий и точных дат их обнародования. Регистрация потребовала бы от таксономистов всего мира, чтобы все впервые предложенные названия растений и грибов, как ископаемых, так и неископаемых, были бы представлены в центральную базу данных. В противном же случае они не будут считаться действительно обнародованными. В ныне действующем «International Code of Botanical Nomenclature» (ICBN) (Greuter et al., 1994a) регистрация добавлена в качестве дополнительного условия к 4 существующим условиям для действительного обнародования. Однако правило о регистрации вступит в силу с 1 января 2000 года, если за него проголосуют на Номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса в г. Сент-Луисе в июле 1999 г. (McNeill, 1993:910).

Многие ботаники настроены против регистрации, но их голоса едва слышны на фоне широко распространяемого мнения, что регистрация уже введена Международной ассоциацией по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy — IAPT). Действительно, создается впечатление, что регистрация является скорее решенным делом, чем предметом для голосования на конгрессе.

Мы, научно-исследовательская группа Миссурийского ботанического сада, тщательно изучили аргументы в пользу регистрации (Greuter et al., 1989:14—30, 107—132; Greuter et al., 1994b: 138—156, 168—169) и ее механизм, опубликованный и продемонстрированный в системе Интернет (Borgen et al., 1997; Greuter, Raab-Strube, 1998; <http://www.bgbm.fu-berlin.de/iapt/registration/default.htm>). Мы почти единодушно возражаем против регистрации по двум основным причинам: 1) нововведение означает, что ботаники будут зависеть от власти одной организации (IAPT) при действительном обнародовании новых названий в противоположность существующей практике независимого и беспрепятственного их обнародования в книгах и журналах; 2) предлагаемая регистрация не добавит чего-либо существенного к уже имеющейся номенклатурной информации, а, наоборот, приведет к дублированию или замене отлаженной действующей системы. В добавление к сказанному, мы видим серьезные проблемы в механизме регистрации. Мы призываем членов IAPT и ботаников всех учреждений изучить имеющуюся информацию о регистрации и взвесить все за и против нее перед голосованием по этому вопросу на предстоящем конгрессе в Сент-Луисе.

Нежелательность новой концепции. Регистрация внесет в Кодекс совершенно новую концепцию: зависимость действительного обнародования названий от органи-

зации IAPT и ее бюрократической системы. Это будет самым существенным отличием от существующей практики, при которой действительное обнародование зависит только от взаимодействия между органом публикации и автором и находится под контролем последнего.

Зачем дублировать или заменять действующие системы? Предполагаемое достоинство системы регистрации состоит в том, что все новые названия растений и грибов, включая ископаемые, будут находиться в центральной базе данных (Wilson, 1997). Однако очень опытные информационные службы («Index Kewensis», «The Gray Card Index», «Index Filicum», «Index of Mosses», «Index Hepaticarum», «Index Nominum Algarum», «Index of Fungi», «Fossilium Catalogus II. Plantae») уже тщательно просматривают литературу, и почти все новые названия выявляются и вносятся в названные справочники. Эти справочники могут быть независимы друг от друга, но концепция получения данных, сводящая к минимуму дублирование поисков, реализуется в том, что «Index Kewensis», «The Gray Card Index» и «Australian Plant Name Index» должны составить в сети Интернет «International Plant Names Index» (см.: <http://pnp.huh.harvard.edu>). Два других проекта уже тоже задействованы и будут представлять базу данных на Интернете не только для растений и грибов, но и для организмов из других царств: это «The Index To Organism Names» (<http://www.york.biosis.org/triton/nameind.htm>) и «Species 2000» (<http://www.atcc.org/sp2000/>). Названные выше информационные службы успешно работают и надежно финансируются в течение многих лет («Index Kewensis», например, более 100 лет), доказывая этим, что они прошли проверку временем. Поэтому естественен вопрос: зачем дублировать или даже заменять их другой системой, в которой много сложностей и неясностей?

Говорят, что существующие справочные службы пропускают новые названия, публикуемые в неизвестных изданиях (Faegri, 1991). Результатом этого может быть неумышленное обнародование незаконных омонимов. Возможно, такие ошибки и происходят в редких случаях, но это определенно не является достаточно серьезной проблемой, чтобы возникла потребность в совершенно новой системе.

Неоправданная мера для немногих проблем библиографического цитирования. Основной аргумент, используемый в поддержку регистрации, состоит в том, что точные даты названий не всегда ясны, что создает проблемы при установлении приоритета синонимов (Greuter, 1986:817). В действительности же, только очень небольшое число из обнародованных к настоящему времени названий являются неясными в этом отношении. Представляется чрезвычайно обременительным решать эту редко встречающуюся проблему посредством подчинения всех названий полностью искусственной системе, где дата действительного обнародования названия будет определяться не датой самой публикации, а датой получения материала регистрационной службой или центром и будет устанавливаться по базе данных или списку новых названий. Для названий, которые опубликованы в конце года, будут неизбежными задержки при регистрации, и датой действительного обнародования этих названий будет считаться следующий год. Если в полных номенклатурных цитатах с указанием названия, автора и публикации будет приведена регистрационная, а не действительная дата, тогда возникнут сложности при нахождении самой публикации.

Сложная бюрократическая и уязвимая система. Если автор не публикуется в журналах, аккредитованных регистрационной системой, он должен будет запрашивать регистрационную форму через Интернет. Затем вступает в силу бюрократический процесс. Нужно заполнить особую форму в 3 экземплярах и послать их вместе с 2 оттисками соответствующей публикации в национальную регистрационную службу или в регистрационный центр. Само заполнение формы — процесс не сложный, но получение бланков через Интернет может оказаться большой проблемой для тех, кто не имеет к нему доступа. Проблемой может быть и посылка материалов по почте в тех странах, где она дорога и ненадежна. Кроме того, авторы должны быть хорошо осведомлены о тонкостях всей процедуры регистрации, чтобы быть уверенными, что их названия стали действительно обнародованными. Это затруднительно для тех

учреждений, которые не получают журнала «Тахон» и не знакомы с недатированным положением о регистрации, содержащемся в последнем (Токийском) Кодексе. Как известно, этот Кодекс описывает только принципы регистрации, не давая инструкций.

В случае если автор опубликовал описание в аккредитованном журнале, то обязанность представить название для регистрации будет передана редактору или издателю, которые могут не иметь большой заинтересованности в том, чтобы новое название стало валидизированным. Что произойдет, если журнал не выполнит своих обязательств перед автором, взятых при аккредитации? Будет ли IAPT в состоянии настаивать на выполнении соглашений, подписанных издателем журнала?

Другая слабость системы — это ее зависимость от успешности коммуникации между регистрационными центрами и службами. Материалы, представленные в национальные службы, могут оставаться не отправленными в центр. Поэтому, сознавая это, автор будет неоднократно проверять список зарегистрированных названий (предположим, что автор будет иметь такую возможность), чтобы узнать, получен ли регистрационным центром материал для регистрации. Авторы уже зависят от издателя, чтобы их названия стали валидизированными. Лишняя ступень в этом процессе лишь увеличит неопределенность и еще больше уменьшит контроль над ним со стороны автора.

Система регистрации обещает, что ни одно новое название не будет пропущено. В действительности любое название, не полученное системой, остается невалидизированным и в номенклатурном отношении несуществующим. В таком случае неизбежно появление многих невалидизированных названий. Это случится, во-первых, по вине автора, недостаточно осведомленного о правилах регистрации, а во-вторых, если название не достигло регистрационных центров, не по вине автора. Ботаническая общественность будет тогда иметь много дополнительной работы с определением статуса этих названий и с представлением их к регистрации.

Неравенство в возможностях доступа к данным регистрации. Предлагаемая система в высшей степени зависит от компьютерной технологии. Однако не каждый ботаник имеет доступ к мировой системе Интернет, не каждый имеет компьютер, снабженный устройством CD-ROM (предполагается, что суммированные списки зарегистрированных названий должны будут появляться на CD-ROM; Borgen et al., 1997: 813), не каждый имеет доступ к компьютеру. Эта ситуация улучшится, конечно, со временем, но не для каждого. Единственное решение вопроса для тех, кто лишен компьютерной технологии, является публикация несуммированных списков 2 раза в год. После 10 лет необходимо будет внимательно изучить 20 таких отдельных списков. Эта проблема имеет место и при пользовании напечатанными версиями «Index Kewensis», публикуемыми только каждые 5 лет; в течение этого времени будет подготовлено 10 отдельных списков зарегистрированных названий. Помимо всего прочего, доступ к информации стоит денег. Даже доступ к системе Интернет является дорогим для институтов и индивидуальных пользователей.

Кто будет платить? Можно предположить, что IAPT и регистрационные центры сейчас и в будущем смогут обеспечить финансирование центральных операций регистрационной системы. Если они не смогут показать, что финансирование будет надежным, тогда мы определенно не должны голосовать за валидизацию названий, зависящую от системы, которая может легко разрушиться. Кроме того, если будет использоваться фонд IAPT, то ее члены вправе решать, полезно ли тратятся их членские взносы. Следующий вопрос — кто будет платить за работу людей в национальных службах, за оборудование, за компьютерное время и другие расходы? Об этом нигде пока ничего не было ни сказано, ни опубликовано. Кабинетное решение принимается легко, но на практике существует много проблем, среди которых немаловажными являются финансовые. До сих пор ботаническую общественность не уверили в том, что эти проблемы решаются.

Обязательная регистрация предполагает дорогостоящую бюрократию. Вся информация, посылаемая в регистрационные центры, обернется расходами для авторов, редакторов и издателей, которые должны будут платить за оттиски, книги, журналы

и за почтовые расходы. Ботаники, как было сказано ранее, должны будут платить за доступ к системе Интернет, за CD-ROM и прочие компьютерные услуги. Насколько мы осведомлены, во многих развивающихся странах ботаники весьма ограничены в денежных средствах, включая даже тех, кто работает в ботанических центрах. Фонд может использоваться широко, но нет никакого обещания помощи ботаникам, работающим на весьма ограниченном бюджете. Для некоторых из них финансовые соображения будут препятствием для регистрации новых названий и, следовательно, барьером к выходу в научное сообщество. Существующие системы («Index Kewensis», «Gray Cards» и др.) уже финансируются на более или менее добровольной основе и не требуют обязательных расходов от ботанической общественности. Другая финансовая проблема состоит в том, где и как будут храниться архивы всех опубликованных материалов, посылаемых в регистрационные службы и центры. Будут ли они принадлежать отдельным учреждениям или IAPT, или более крупному сообществу? Огромный объем информации будет поступать в учреждение, где сейчас находится Секретариат IAPT. Что будет, если Секретариат переедет в другое учреждение? Впрочем, может быть, архив уже и не позволит Секретариату переехать.

Хотим ли мы предоставить IAPT неограниченные полномочия? Сообщается, что система регистрации будет децентрализованной, поскольку полномочия регистрировать названия будут переданы национальным службам. Однако предлагаемая система в действительности является централизованной, и вся система хранения информации построена вокруг нее. Если мы выбираем путь зависимости от этой бюрократии, то мы должны быть уверены, что система будет устойчивой, финансирование стабильным и что лица, содействующие регистрации с таким энтузиазмом в настоящее время, будут в дальнейшем сменяться такими же заинтересованными людьми.

Необходимо четко определить полномочия, которые могут быть предоставлены IAPT. Поскольку в ныне действующем Кодексе (ICBN) нет точно определенного механизма регистрации, согласованного на международном уровне, то «зеленая улица» для регистрации на конгрессе в Сент-Луисе дала бы IAPT карт-бланш для модификации системы, минуя существующую демократическую процедуру публикации в журнале «Тахон» предложений по улучшению Кодекса. Представление о том, как будет происходить регистрация, можно получить в опубликованном проекте Биокодекса — «Draft BioCode» (Greuter et al., 1998; <http://www.rom.ca/biodiversity/biocode/>), где сказано, что регистрация будет включать в себя проверку соответствия регистрируемого названия всем требованиям, необходимым для его действительного обнародования. Кодекс работает сейчас эффективно, как «закон», только потому, что существует международное согласие, без которого он не имел бы никаких полномочий. Эти полномочия не могут исходить от одной организации, базирующейся на одном учреждении и навязывающей правила международному ботаническому сообществу. Такая централизованность системы легко может привести к ее изоляции и к дезинтеграции международного консенсуса, и тогда IAPT потеряет свои полномочия. Этот сценарий уже был разыгран в 1920-е гг., когда 2 группы ботаников работали в соответствии с разными правилами номенклатуры.

Заключение. Регистрация могла бы оказать ботаническому сообществу ряд услуг: создать единый список названий растений и грибов, который исключил бы ошибки при установлении приоритета среди синонимов, обнародованных почти одновременно, но с неясными датами, а также исключил бы появление более поздних омонимов в результате пропуска названий, обнародованных в неизвестных изданиях. В этот список, естественно, не будут включены названия, обнародованные до 2000 года.

Мы должны рассмотреть названные выше потенциальные выгоды и спросить себя: действительно ли они необходимы, стоят ли всех затрат и потери независимости и будет ли система работать? По нашему мнению, ответ на эти важные вопросы может быть только один: определенно нет. Мы призываем коллег очень серьезно рассмотреть вопрос о регистрации и выразить свое мнение на заседании Номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса в Сент-Луисе в 1999 г. Напо-

минаем, что Ваше мнение будет учтено, если Вы будете зарегистрированным членом Номенклатурной секции. Если Вы работаете в учреждении, от которого не будет делегата, тогда голос (голоса) Вашего учреждения может быть передан заместителю делегата. Регистрация, если она вступит в силу, будет непосредственно влиять на нашу работу. Пожалуйста, не оставляйте решение другим, используйте свой голос!

Сотрудники научно-исследовательской группы Миссурийского ботанического сада поддерживают мнение, высказанное в этой статье. Свои подписи поставили: B. Allen, Ihsan Al-Shehbaz, A. R. Brach, M. R. Crosby, W. G. D'Arcy, R. Dressler, R. Gereau, M. G. Gilbert, P. Goldblatt, D. Harder, P. C. Hoch, P. M. Jørgensen, P. P. Lowry, R. E. Magil, J. S. Miller, D. A. Neill, A. Pool, G. E. Schatz, T. Shulkina, J. C. Solomon, W. D. Stevens, Ch. Taylor, C. Ulloa, H. van der Werff, A. Whittemore, G. Yatskievych, K. Yatskievych, E. Zardini, J. Zarucchi и G. Zhu.

Мы признательны лицам, которые приняли участие в дискуссии и сделали ряд замечаний: F. R. Barrie, M. R. Crosby, W. G. D'Arcy, P. P. Lowry, J. S. Miller, J. C. Solomon, E. Zardini (MO) и W. R. Buck (NY). Выражаем благодарность также J. McNeill, редактору журнала «Point of View», за рецензирование рукописи, а также Т. В. Шулькиной и Т. В. Егоровой за перевод на русский язык.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Borgen L., Greuter W., Hawksworth D. L. Announcing a test and trial phase for the registration of new names (1998—1999) // *Taxon*. 1997. Vol. 46. N 4. P. 811—814.
- Faegri K. Proposal on registration on new names and combinations, and report of Special Committee 4 // *Taxon*. 1991. Vol. 40. N 4. P. 681—683.
- Greuter W. Proposal on registration of plant names and new concept for the nomenclature of the future // *Taxon*. 1986. Vol. 35. N 4. P. 816—819.
- Greuter W., Barrie F. R., Burdet H. M. et al. International code of botanical nomenclature (Tokyo Code) adopted by the Fifteenth International Botanical Congress, Yokohama, August—September 1993. Königstein, 1994a. 389 p. (Regnum Veg., vol. 131).
- Greuter W., Hawksworth D. L., McNeill J. et al. Draft BioCode (1997): the prospective international rules for the scientific names of organisms // *Taxon*. 1998. Vol. 47. N 1. P. 127—150.
- Greuter W., McNeill J. Synopsis on Botanical Nomenclature — Tokyo 1993. A review of the proposals concerning the International Code of Botanical nomenclature submitted to the XV International Botanical Congress // *Taxon*. 1993. Vol. 42. N 2. P. 191—271.
- Greuter W., McNeill J., Barrie F. R. Report on botanical nomenclature — Yokohama 1993. XV International Botanical Congress, Tokyo: Nomenclature Section, 23 to 27 August 1993 // *Englera*. 1994b. Vol. 14. P. 1—265.
- Greuter W., McNeill J., Nicolson D. H. Report on botanical nomenclature — Berlin 1987. XIV International Botanical Congress, Nomenclature Section, 20 to 24 July 1987 // *Englera*. 1989. Vol. 9. P. 1—228.
- Greuter W., Raab-Straube E. von. Registration progress report, 1 // *Taxon*. 1998. Vol. 47. N 3. P. 497—502.
- McNeill J. Preliminary mail vote of Congress action on nomenclature proposals // *Taxon*. 1993. Vol. 42. N 4. P. 907—922.
- Wilson K. L. Registration as a positive step // *Taxon*. 1997. Vol. 46. N 4. P. 811.

© Н. Турланд, Г. Дэвидси

Миссурийский ботанический сад
Сент-Луис, США

Получено 1 XII 1998

ПО ПОВОДУ ПИСЬМА Н. ТУРЛАНДА И Г. ДЭВИДСИ О РЕГИСТРАЦИИ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

T. V. EGOROVA, D. V. GELTMAN, I. A. GUBANOV, V. S. NOVIKOV, M. G. PIMENOV,
I. V. SOKOLOVA. ON THE LETTER BY N. TURLAND AND G. DAVIDSE
ON THE REGISTRATION OF PLANT NAMES

В письме американских ботаников N. Turland и G. Davidse всесторонне рассматривается важный для таксономии растений вопрос о регистрации новых названий растений (т. е. названий новых для науки таксонов, новых комбинаций и заменяющих названий (*nomen nova*)). Прежде чем непосредственно перейти к ответу на письмо N. Turland и G. Davidse, вкратце осветим предмет, о котором пойдет речь.

Вопрос о регистрации новых названий растений впервые обсуждался на заседании Номенклатурной секции XV Международного ботанического конгресса (МБК), состоявшегося в 1993 г. в Токио. Результатом обсуждения явилось включение в статьи 32.1, 32.2 и 45.2 ныне действующего «International code of botanical nomenclature» (Tokyo code) (1994 г.) (Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), 1996 г., пер. с англ.) (МКБН) положения о регистрации как дополнительном условии для действительного обнародования новых названий растений. Согласно этому положению новые названия начиная с 1 января 2000 г. должны быть зарегистрированы и только тогда они будут считаться действительно обнародованными. Кроме того, если при регистрации будет обнаружено, что новое название не является действительно обнародованным, так как при его публикации не были выполнены все необходимые условия для действительного обнародования, то такое название будет зарегистрировано только тогда, когда оно станет полностью соответствовать всем правилам; в процессе регистрации в названиях растений будут исправляться возможные грамматические ошибки. Окончательное решение о регистрации должен принять XVI МБК в 1999 г. в г. Сент-Луисе (США).

Включение в МКБН положения о регистрации создало, по-видимому, у руководства Международной ассоциации по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy — IAPT) уверенность в том, что регистрация будет принята Номенклатурной секцией предстоящего МБК. Поэтому IAPT проводила подготовительную работу по обеспечению будущего процесса регистрации. Определенным ботаническим учреждениям во всех странах мира было предложено создать национальные службы регистрации, для того чтобы ботаники имели возможность регистрировать новые названия растений в своей собственной стране. Для ботаников России генеральный секретарь IAPT W. Greuter предложил организовать такую службу в Санкт-Петербурге, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, и это предложение было принято. Из национальных служб регистрации информация о зарегистрированных названиях вместе с публикациями должна будет поступать в пока еще не установленный центр (или центры) регистрации, где в сети Интернет будет создаваться единая центральная база зарегистрированных названий, а на CD-ROM (компакт-дисках) — их сводные списки. Без централизованной системы регистрации, против которой возражают американские коллеги, создание такой базы и списков, естественно, невозможно. Поскольку новые названия будут регистрироваться в каждой стране, то мы не видим, в чем состоит осуждаемая N. Turland и G. Davidse зависимость регистрации от бюрократии IAPT.

Помимо организации национальных служб регистрации IAPT предоставляла наиболее известным и авторитетным периодическим изданиям мира аккредитованный статус. В России такой статус получили «Ботанический журнал», «Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол.», «Новости ситематики высших растений» и «Новости ситематики низших растений». Публикация в аккредитованных изданиях освобождает авторов от участия в регистрационном процессе: новые названия будут представляться к регистрации редакцией этих

изданий. Авторы же, обнародующие новые названия в книгах или в неаккредитованной периодике, должны будут заполнять регистрационные формы и посылать их вместе с протоколом в национальную службу регистраций или непосредственно в регистрационный центр.

Предполагалось, что в 1999 г. будет происходить репетиция регистрации. Но в настоящее время подготовка к регистрации прекратилась, возможно, в связи с возникшими разногласиями между руководством IAPT и группой ее членов, о чем стало известно из их писем, рассылаемых в постоянные Номенклатурные комитеты.

N. Turland и G. Davidse отмечают, ссылаясь на литературные источники, что регистрация задумана с целью избежать ряда недостатков, которые имеют место в существующих номенклатурных справочниках («Index Kewensis», «Index Filicinum» и др.), а именно неточных дат отдельных названий, а также пропуска названий, публикуемых в неизвестных или недоступных для составителей справочников изданиях, что помимо выпадения этих названий из поля зрения таксономистов приводит к обнародованию более поздних омонимов. Но названные случаи, по мнению американских коллег, довольно редки, чтобы служить аргументом в пользу создания системы регистрации, которая будет дублировать или, возможно, полностью заменит хорошо себя зарекомендовавшие информационные службы типа «Index Kewensis». По нашему мнению, пропуски названий и неточные даты не так уж редки в известных нам справочниках, и, кроме того, известны случаи, когда новые названия, появляющиеся, например, в работах, опубликованных в бывшем СССР, попадали в «Index Kewensis» с запозданием. Регистрация дала бы возможность не только свести к минимуму пропуски новых названий или вообще их избежать, но и максимально быстро получить информацию о всех публикуемых в мире, а также в каждой отдельно взятой стране новых названиях растений, поскольку ботаники будут заинтересованы поскорее прислать свои публикации в национальную службу регистрации или в регистрационный центр, чтобы сделать предложенные ими названия действительно обнародованными. Кроме того, что исключительно важно, система регистрации освободила бы составителей глобальных или региональных списков новых названий растений от специальных, весьма трудоемких и не всегда результативных их поисков.

Назовем еще ряд преимуществ, которые дала бы ботаникам система регистрации. По справедливому замечанию И. А. Губанова, в течение нескольких лет публиковавшего в «Бюллетене Московского общества испытателей природы, отд. биол.» списки новых названий растений, обнародованных в России, немалая часть названий является недействительно обнародованной, и авторы таких названий узнают об этом лишь после публикации списков. Только по прошествии какого-то времени невалидные названия становятся действительно обнародованными, а до этого времени они уже могут употребляться в разных работах, авторы которых и не подозревают, что имеют дело с несуществующими в номенклатурном отношении названиями. В процессе же регистрации опытными сотрудниками сразу было бы обнаружено, что то или иное название не соответствует правилам действительного обнародования, и автор вскоре бы об этом узнал, валидизировал бы его и снова представил к регистрации. Далее, авторы, чтобы освободить себя от регистрационных забот, возможно, предпочли бы обнародовать названия новых таксонов в аккредитованных изданиях, что повысило бы качество описаний, сделало бы более четким сравнение с близкими таксонами, помогло бы избежать ошибок в предлагаемых названиях, а главное — в большой степени гарантировало бы валидность названий. Кроме того, само сознание необходимости регистрировать названия побудило бы авторов более ответственно подходить к установлению новых для науки таксонов и новых комбинаций, поскольку любое обнародованное название быстро станет известным широкому кругу ученых, а следовательно, потенциальным предметом для критики. Таким образом, обязательность регистрации привела бы к уменьшению числа названий, которые в дальнейшем будут сведены в синонимы.

Все вышесказанное говорит, с нашей точки зрения, в пользу регистрации. Какие же проблемы влечет за собой эта новая информационная система? Большим неудоб-

ством регистрации N. Turland и G. Davidse считают то обстоятельство, что с ее введением дата действительного обнародования названия будет определяться не датой самой публикации, а датой получения материала регистрационной службой или центром. Заметим, что в соответствующей литературе и в информационных сообщениях, поступавших в БИН РАН, мы не увидели прямых указаний на то, что датой действительного обнародования названия будет считаться дата его регистрации. Сообщалось лишь, что последняя будет иметь важное значение. О дате регистрации, как дате названия, говорится только в статье 13.2 проекта Биокодекса (Draft BioCode, Third draft, Taxon 1996, vol. 45, N 2, p. 349—372; Проект Биокодекса. Третья версия, пер. с англ. 1997, СПб.; Draft BioCode, Fourth draft, Taxon 1998, vol. 47, N 1, p. 127—150).

Мы твердо убеждены в том, что датой названия должна быть дата публикации, в которой были выполнены все условия для его действительного обнародования, т. е. должно по-прежнему действовать положение, содержащееся в ныне действующем МКБН. Нельзя допустить, чтобы приоритет названия определялся бы датой регистрации, т. е. зависел бы от чисто процедурных моментов, а также от других обстоятельств, в частности от работы почтовых служб: известно, что ботаники разных стран находятся далеко не в одинаковом положении в отношении последнего фактора. Было бы несправедливо по отношению к авторам названий, если в случае объединения таксонов в синонимы попало бы название таксона, описанного раньше, а зарегистрированное позднее, чем другое название. *По нашему мнению, должен иметь значение сам факт регистрации, а не ее дата.* Было бы целесообразно установить период времени (возможно, полгода или даже год), в течение которого было бы необходимо зарегистрировать новое название. Тогда все авторы, информированные о регистрации, успели бы зарегистрировать свои названия. В номенклатурных абзацах дата регистрации может быть указана наряду с датой публикации названия, но в конце библиографической цитаты, в круглых скобках, и тогда не будет сложностей, о которых пишут N. Turland и G. Davidse, связанных с поиском публикации, в которой появилось новое название.

Серьезное препятствие для введения регистрации N. Turland и G. Davidse видят в ее зависимости от компьютерной технологии, поскольку информацию о зарегистрированных названиях, хранящуюся в центральной базе данных, можно быстро получить только через систему Интернет, доступ к которой имеют не все ботанические учреждения, и к тому же он дорог, впрочем, как и сама информация. Другой способ обеспечения ботаников соответствующими данными — это публикация списков зарегистрированных новых названий. Но пока неясно, где будут печататься такие списки и как распространяться. Быстрый способ получения информации о зарегистрированных названиях через Интернет нам тоже представляется непростой проблемой. Но все же она разрешима. Во-первых, доступ к сети Интернет, по крайней мере для более или менее крупных ботанических учреждений, со временем будет несомненно расширяться. Во-вторых, регистрационный центр (или центры), возможно, смог бы посылать информацию из центральной базы данных по электронной почте в национальные службы бесплатно, поскольку все они будут поставщиками информации для этой базы.

Безусловно, нельзя не согласиться с американскими коллегами, что вся система регистрации нуждается в стабильном финансировании, источники которого еще не известны. Не говоря уже об оплате персонала, немалых денежных средств потребуют и почтовые расходы, связанные с отправкой печатного материала из национальных служб в регистрационный центр. Но для авторов новых названий эти расходы не будут обременительными, так как публикации с протологами им нужно будет посылать не за границу, что дорого (во всяком случае, для российских ботаников), а в свою национальную службу.

Имеется еще ряд связанных с регистрацией проблем, затронутых в письме N. Turland и G. Davidse: отношения между системой регистрации и существующими информационными службами (т. е. «Index Kewensis» и др.) — будет ли новая система

дублировать их или полностью заменить?; судьба незарегистрированных названий; возможности хранения печатных материалов, получаемых регистрационным центром; неосведомленность какого-то числа ботаников о необходимости регистрации и ее процедурных моментах. Однако эти проблемы решаемы и не должны служить серьезным препятствием для введения регистрации.

В заключение отметим, что хорошо сознавая определенные трудности, которые несет с собой регистрация новых названий растений, мы считаем эту информационную систему полезной и необходимой, но требующей еще дополнительной проработки, полного освещения всех законодательных и процедурных моментов регистрации и обстоятельного их обсуждения.

К мнению, выраженному в настоящем письме, присоединяются следующие сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН: Л. В. Аверьянов, А. Е. Бородина-Грабовская, В. И. Дорофеев, Н. Н. Имханицкая, Г. Ю. Конечная, Т. В. Крестовская, Л. И. Крупкина, М. С. Новоселова, А. К. Сытин, О. В. Чернева.

© Т. В. Егорова, Д. В. Гельтман, И. А. Губанов,
В. С. Новиков, М. Г. Пименов, И. В. Соколова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru
E-mail: geltman@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 17 I 1999

УДК 001.4 : 58

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 5

ОТКЛИК НА ПИСЬМО ГРУППЫ СОТРУДНИКОВ МИССУРИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА «РЕГИСТРАЦИЯ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ — НЕЖЕЛАТЕЛЬНАЯ, ИЗЛИШНЯЯ И НЕРАБОТОСПОСОБНАЯ СИСТЕМА»

Yu. R. ROSKOV. RESPONSE TO THE LETTER OF GROUP OF SCIENTISTS FROM THE MISSOURI
BOTANICAL GARDEN «PLANT NAMES REGISTRATION: UNDESIRABLE, UNNECESSARY
AND UNWORKABLE»

Трудно не согласиться с доводами наших американских коллег против немедленного введения обязательной регистрации таксонов. Однако рациональность этих аргументов справедлива только в рамках традиционалистских взглядов на самостоятельность таксономии как науки и ее удовлетворительного финансового положения.

Если же посмотреть на эту проблему с точки зрения экономической и методологической целесообразности создания стабильной и общепринятой таксономической системы живого мира, то, очевидно, преобразования в области систематики должны быть еще более радикальными. И если мы хотим найти взаимопонимание среди коллег из других биологических дисциплин, а также быть поддержанными практиками и финансирующими организациями, то инициатива этих преобразований должна исходить прежде всего от нас — сообщества систематиков.

По всей видимости, ревизия правил номенклатуры могла бы включать в себя следующие шаги.

1. Изменение исходной даты. Этот шаг предусматривает отказ от дат, установленных современными кодексами номенклатуры (например, 1 мая 1753 г. — для *Spermatophyta* и *Pteridophyta*), и введение новой исходной даты. Таким образом удалось бы стабилизировать номенклатуру и оставить вне пределов рассмотрения

десятки тысяч излишних названий. Заманчиво (хотя и утопично) было бы принять в качестве новой исходной даты 1 января 2000 г.

2. Подготовка и регистрация единого инвентаризационного реестра таксонов. Первоначальный реестр может быть коллективно подготовлен систематиками на основе таксономических систем, принимаемых в текущий момент большинством монографов, и неотипификации таксонов. Подготовка такого реестра может быть проведена в обозримые сроки при использовании базы и механизмов глобальных проектов, например «Species 2000». Эта задача способна привлечь в систематику финансовые средства, необходимые для ее интенсивного выполнения (в том числе и для решения проблем развивающихся стран, справедливо указанных американскими коллегами).

Даже при 40 %-ном наполнении реестра от ожидаемого числа таксонов он может быть зарегистрирован и датирован исходной датой.

3. Введение обязательной регистрации названий таксонов. В дальнейшем реестр таксонов должен быть наполняем посредством механизма централизованной регистрации. Этот реестр должен быть доступен через глобальные информационные сети и включать в себя диагнозы таксонов и цифровые изображения типовых образцов.

4. Отказ от употребления фамилий авторов в номенклатурных названиях. Этот шаг имеет важный психологический эффект деперсонификации таксона. Вместо фамилий авторов в названиях таксонов целесообразнее ставить год их регистрации, например *Vicia cracca* 2000 или *Vicia petrovii* 2004. При этом фамилия автора, предложившего таксон, будет закреплена в протологе и в сертификате о регистрации таксона. Номенклатурная цитата по-прежнему должна указывать место публикации названия.

Вряд ли можно назвать абсолютно новыми все высказанные выше тезисы. Однако интенсивное развитие информационных технологий, с одной стороны, и резкое снижение финансирования таксономических исследований — с другой, диктуют необходимость строгого упорядочения и упрощения предметной области номенклатуры.

Предстоящий Миссурийский конгресс дает хорошую возможность обсудить назревшие проблемы развития таксономии как раз на рубеже нового тысячелетия.

© Ю. Р. Росков

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 I 1999

От редакции. В ответе на письмо американских ботаников выражена точка зрения Номенклатурного комитета РБО и ряда систематиков. Предложения Ю. Р. Роскова не имеют прямого отношения к затронутой проблеме и рассчитаны на более отдаленную перспективу. Дальнейшие отклики на эту тему будут передаваться в Номенклатурный комитет РБО для обсуждения на XVI МБК.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ INDEX OF NEW PLANT NAMES

ВОДОРΟΣЛИ — ALGAE

	Стр.
<i>Aulacosira volgensis</i> Genkal sp. nov.	44

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

<i>Geranium</i> subgen. <i>Geranium</i> sect. Eriantha Novosselova sect. nov.	129
<i>Geranium</i> subgen. <i>Geranium</i> sect. Orientalia (Tsyren.) Novosselova comb. nov.	132
<i>Geranium</i> subgen. <i>Geranium</i> sect. Recurvata (Knuth) Novosselova comb. nov.	130
<i>Geranium</i> subgen. <i>Geranium</i> sect. Sobolifera Novosselova sect. nov.	133
<i>Pyrethrum sussamyrense</i> Lazkov sp. nov.	125

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 5)

	Page
Pinevich A. V. Problems of the classification of cyanea and other prokaryotic oxyphotobionts	1
Novitskaya L. L., Zhitkova E. A., Bumagina Z. D. Ultrastructure of sieve element walls in pine, spruce and birch	20
COMMUNICATIONS	31
Gogorev R. M., Makarova I. V. The genus <i>Chaetoceros</i> (Bacillariophyta) in the White Sea	31
Gencal S. I. <i>Aulacosira italica</i> , <i>A. valida</i> , <i>A. subarctica</i> and <i>A. volgensis</i> sp. nov. (Bacillariophyta) in waterbodies of Russia	40
Katomina A. P. Tissue differentiation in the bud axis of <i>Pyrolaceae</i> species (in terms of transitional life forms)	46
Ivshin N. V. The variability in the two subspecies of <i>Plantago major</i> (Plantaginaceae)	59
Kulikov P. V. On the distribution of <i>Gagea fragifera</i> s. l. (Liliaceae) in the Urals	67
Larina T. G., Nikiforov A. R., Fursa D. I. Mass secondary flowering of plants in the Mountain Crimea in 1996	70
Afonina O. M., Kucherov I. B. Moss flora of the inner part of the Chukchi peninsula isthmus (the vicinities of the Amguema bridge)	77
Stepanov N. V. Characteristic features of the vascular plant flora in the West Sayan (its north-east part)	95
Lukina G. A., Papchenkov V. G. Flowering of <i>Butomus umbellatus</i> (Butomaceae) in different environments	101
Zaghidullina A. T. Phytocoenotic intensity and its estimation (with special reference to lichen-feathermoss scots pine forests of Karelia)	106
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	119
Menitsky G. L. Conspectus of Caucasian <i>Cistaceae</i> species	119
Lazkov G. A. A new species and new floristic records from the <i>Asteraceae</i> family in Kirghiz Republic	125
Novoselova M. S. Family <i>Geraniaceae</i> in the flora of Russian Far East	127
FLORISTIC FINDINGS	136
Paukov A. G. On the records of <i>Caloplaca grimmiae</i> (Lichenes) in Middle Urals	136
Averyanov L. V. <i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> a new adventitious species and genus of <i>Fabaceae</i> family in the flora of Leningrad district	138
Byalt V. V. A rare and new adventive plants in the Murmansk District	140
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	143
Tzvelev N. N. (A review). Retkeilykasvio (field flora of Finland). Ed. 4. 1998	143
Mirkin B. M., Naumova L. G. (A review). Key issues in disturbance dynamics of boreal forests. JVS. (Special feature). 1998	146
LETTERS TO THE EDITOR	149
Turland N., Davidse G. Plant names registration: undesirable, unnecessary and unworkable	149
Egorova T. V., Geltman D. V., Gubanov I. A., Novikov V. S., Pimenov M. G., Sokolova I. V. On the letter by N. Turland and G. Davidse on the registration of plant names	154
Roskov Yu. R. Response to the letter of group of scientists from the Missouri Botanical Garden «Plant names registration: undesirable, unnecessary and unworkable»	157
Index of new plant names	159

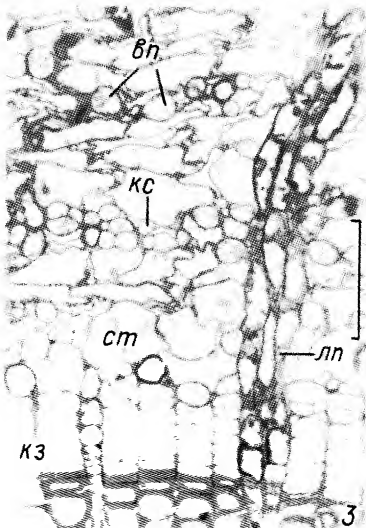
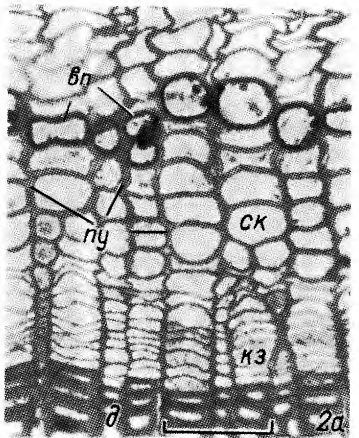
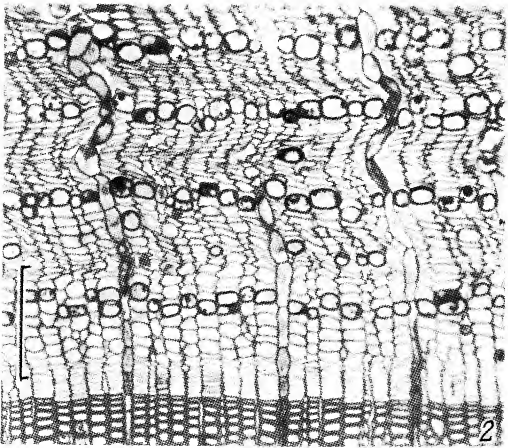
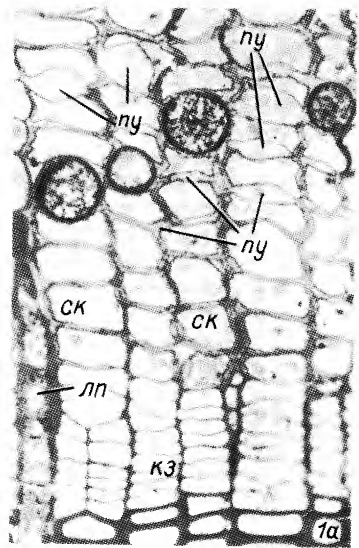
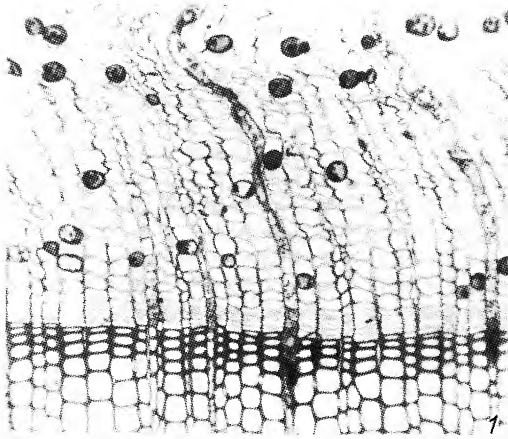


Таблица I. Фрагменты зоны проводящей флоэмы сосны (1, 1а), ели (2, 2а) и березы (3).

вп — вертикальная паренхима, д — древесина, кз — камбиальная зона, кс — ксилема, лп — лучевая паренхима, пу — перламутровое утолщение, ск — ситовидная клетка, ст — ситовидная трубка. Масштабная линейка: 1, 2 — 2 мм; 1а, 2а, 3 — 1 мм.

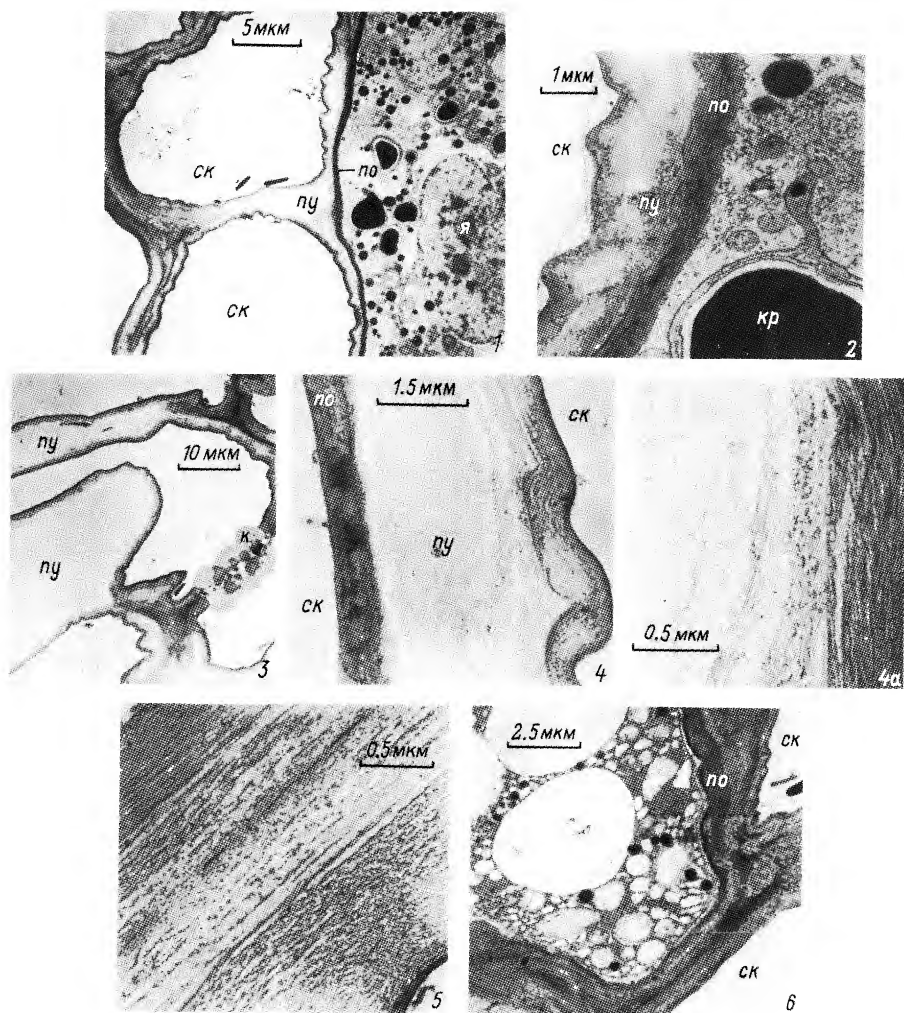


Таблица II. Фрагменты ситовидных и паренхимных клеток проводящей флоэмы сосны (1—5) и ели (6).

1, 2 — фрагменты лучевых и ситовидных клеток; 3 — вздутия перламутровых оболочек ситовидных клеток; 4, 4а — фрагменты оболочек смежных ситовидных клеток (клетка, расположенная слева, имеет только первичную оболочку); 5 — фрагмент оболочки ситовидной клетки, формирующейся в результате сближения противоположных концов вздутия перламутровой оболочки; 6 — зона контакта клетки вертикальной паренхимы и ситовидных клеток. к — каллоза, кр — крахмал, лк — липидная капля, по — первичная оболочка. Остальные обозначения те же, что и на табл. I.

Масштабная линейка: 1 — 5 мкм; 2 — 1 мкм; 3 — 10 мкм; 4 — 1.5 мкм; 4а, 5 — 0.5 мкм; 6 — 2.5 мкм.

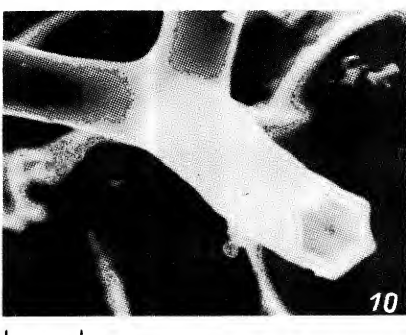
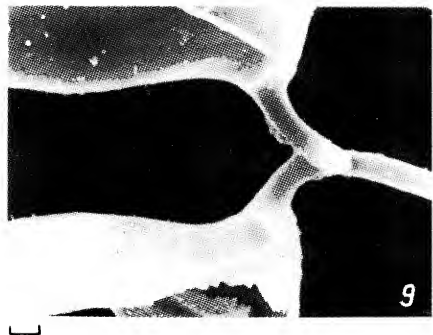
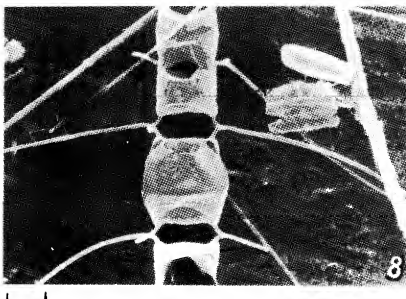
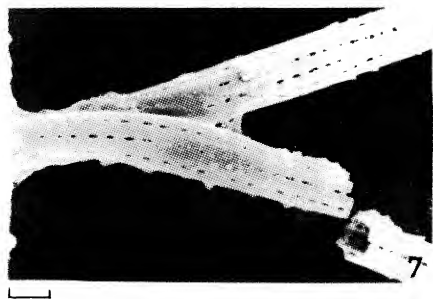
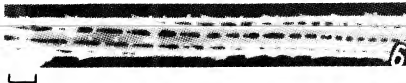
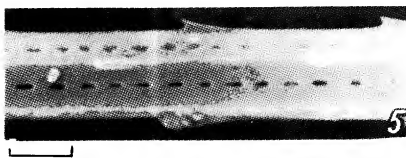
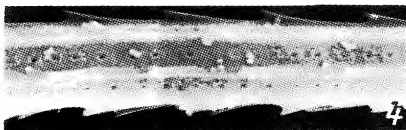
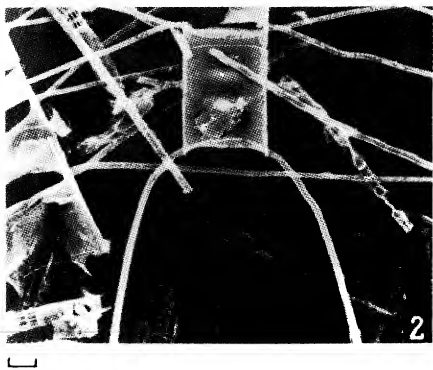
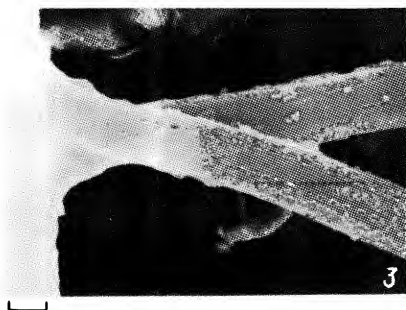
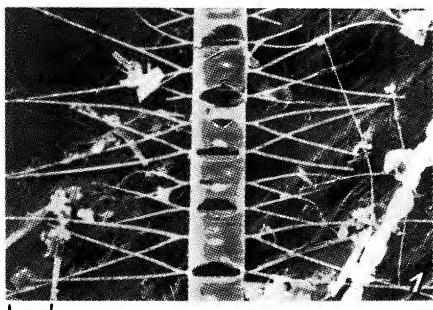


Таблица I. *Chaetoceros decipiens* (1—7), *C. diadema* (8—10).

1 — цепочка; 2 — конечная клетка; 3 — соединение длинных интеркалярных щетинок; 4—6 — средняя часть щетинок: 4 — конечной, 5 — длинной интеркалярной, 6 — короткой интеркалярной; 7 — соединение коротких интеркалярных щетинок, сечение одной из них; 8 — цепочка; 9 — окно и соединение щетинок; 10 — сечение щетинки вблизи точки слияния смежных щетинок. (1—10 — СЭМ). Масштабная линейка: 1, 2, 8 — 10 мкм; 3—7, 9, 10 — 1 мкм.

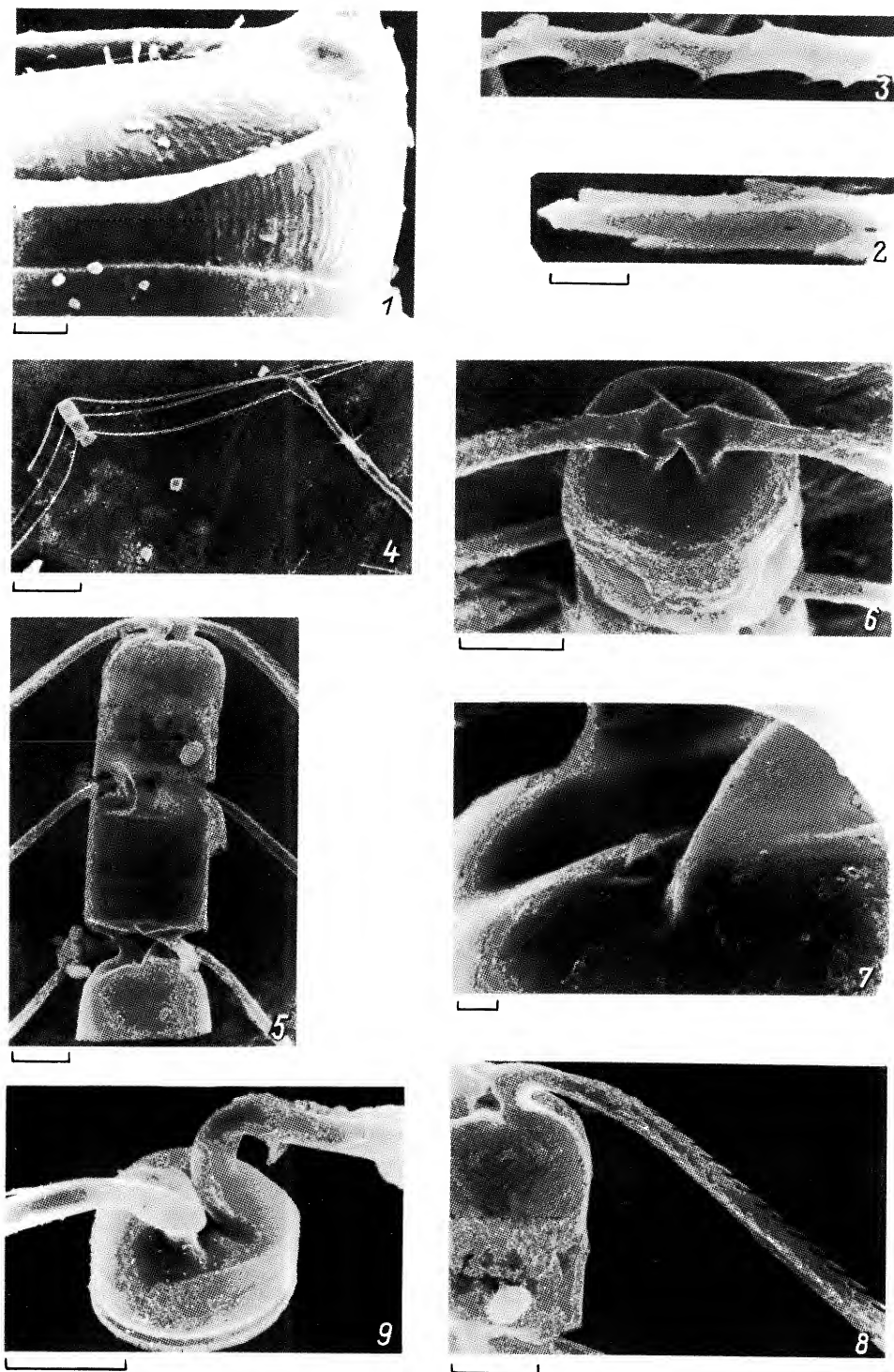


Таблица II. *Chaetoceros diadema* (1, 2), *C. compressus* (3), *C. concavicornis* (4—8), *C. convolutus* (9).

1 — структура створки и ее загиба; 2 — кончик интеркалярной щетинки; 3 — дистальная (ближе к кончику) часть особой интеркалярной щетинки; 4 — общий вид цепочки; 5 — соединение клеток в цепочку; 6 — соединение конечных щетинок; 7 — вырост; 8 — структура конечной щетинки; 9 — вид со створки, щетинки с прехенсором. (1—9 — СЭМ). Масштабная линейка: 1—3, 7 — 1 мкм; 4 — 100 мкм; 5, 6, 8, 9 — 10 мкм.

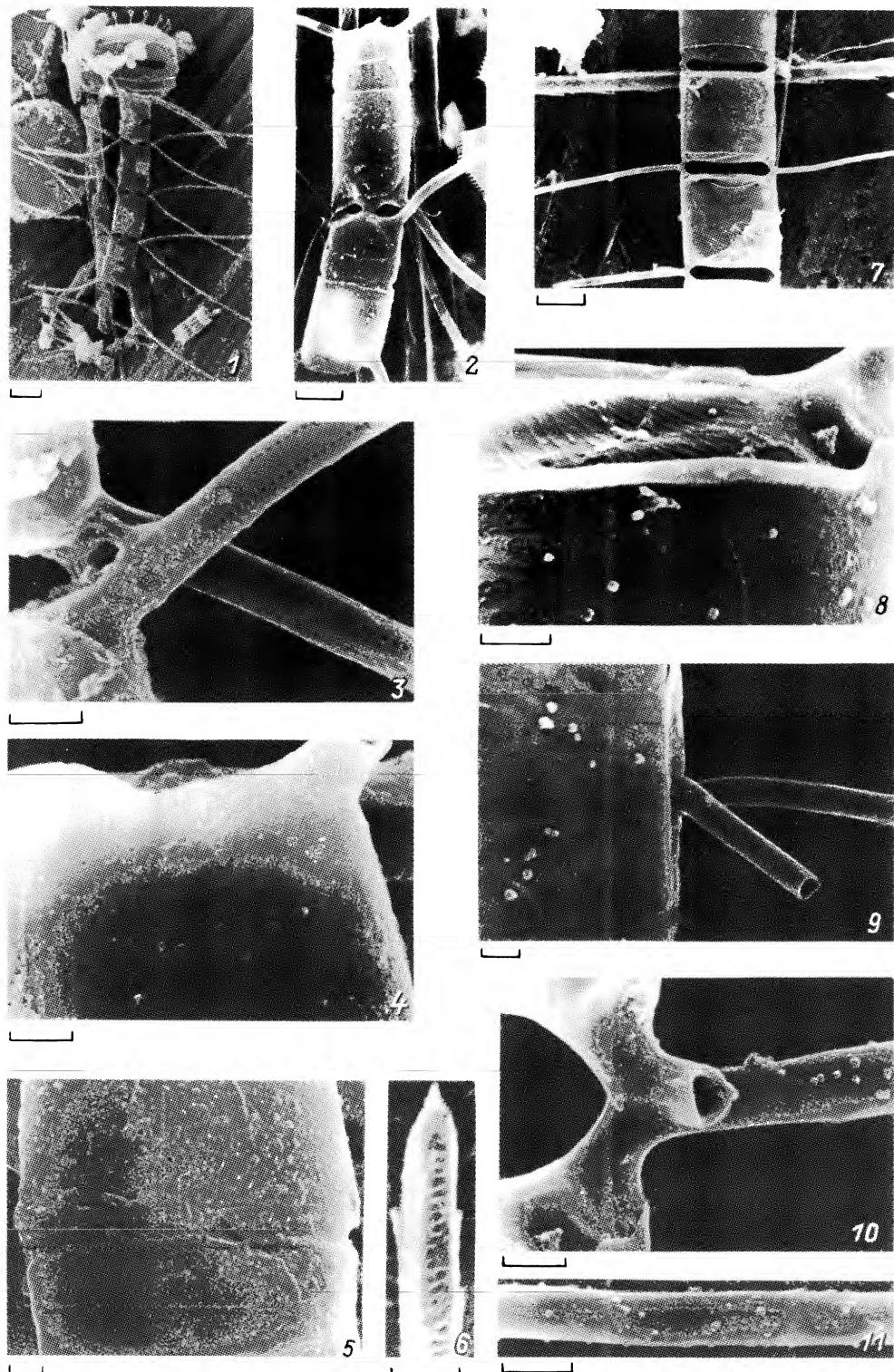


Таблица III. *Chaetoceros similis* (1—6), *C. debilis* (7—11).

1 — общий вид цепочки; 2 — соединение двух панцирей; 3 — соединение щетинок; 4 — структура створки; 5 — поясковая зона; 6 — кончик интеркалярной щетинки; 7 — часть цепочки; 8 — структура створки и загиба; 9 — соединение щетинок, окно затянуто гиалиновой пленкой; 10 — соединение щетинок; 11 — средняя часть интеркалярной щетинки. (1—11 — СЭМ). Масштабная линейка: 1, 2, 7 — 10 мкм; 3—6, 8—11 — 1 мкм.

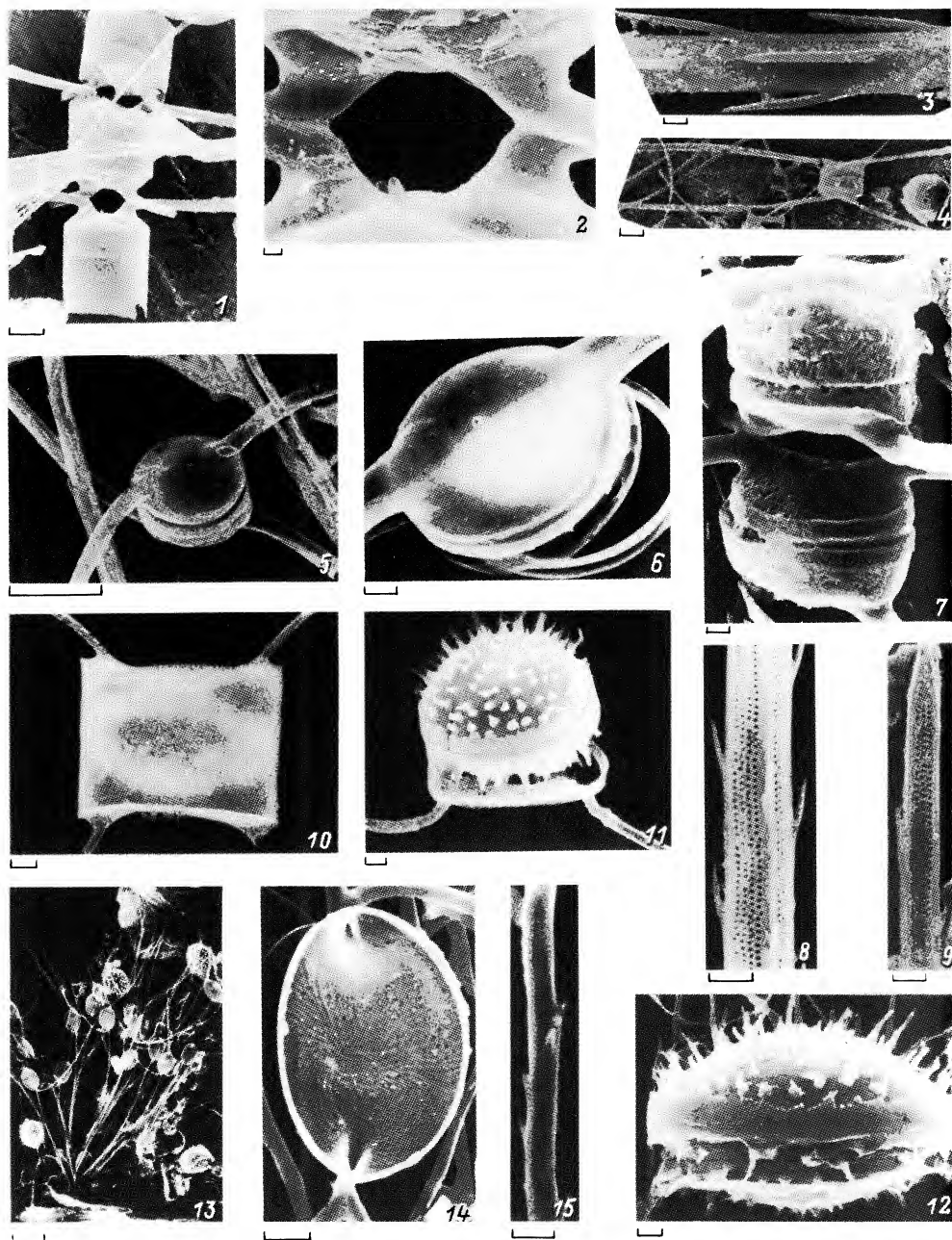


Таблица IV. *Chaetoceros borealis* f. *borealis* (1—3), *C. danicus* (4—9), *C. holsaticus* (10—12), *C. socialis* (13—15).

1 — часть цепочки; 2 — окно и двугубый вырост; 3 — средняя часть интеркалярной щетинки; 4 — панцирь; 5 — панцирь, вид со створки, направление щетинок верхней и нижней створок; 6 — створка с отверстием двугубого выроста; 7 — двухклеточная цепочка; 8 — структура средней части щетинки; 9 — кончик щетинки; 10 — спора внутри панциря; 11 — спора, отделившаяся от створки панциря; 12 — спора, вид с пояса; 13 — часть колонии; 14 — структура створки с внутренней поверхности; 15 — средняя часть длинной особой щетинки. (1—15 — СЭМ). Масштабная линейка: 1, 4, 5, 13 — 10 мкм; 2, 3, 6—12, 14, 15 — 1 мкм.

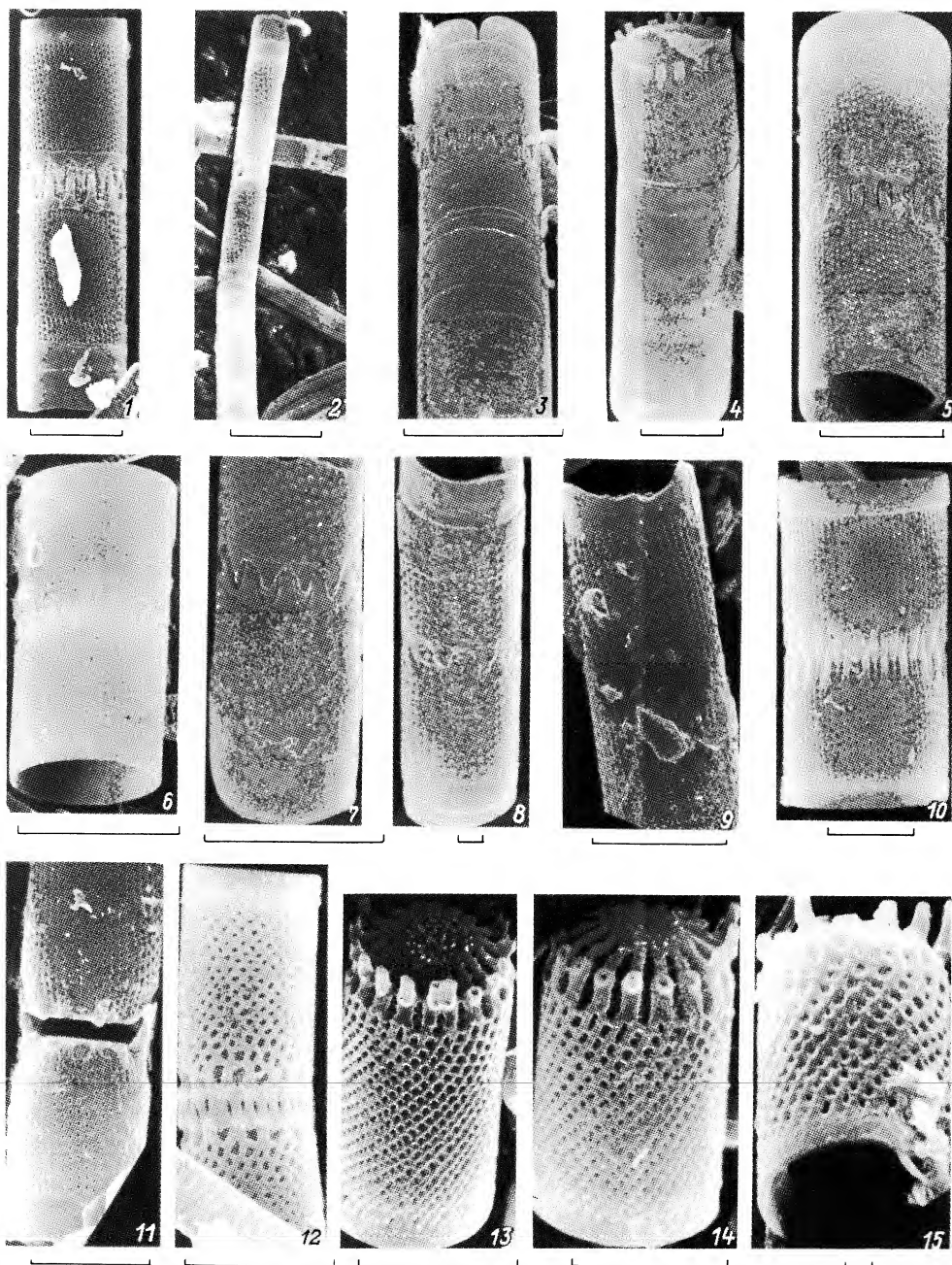


Таблица I. Электронные микрофотографии створок *Aulacosira italica* (1—11) и *A. valida* (12—15) (СЭМ).

1, 2, 5—11 — загиб створки, вариации формы соединительных шипов; 3 — вставочные ободки; 4 — лицевая часть створки; 5, 6 — кольцевидная диафрагма; 11 — основание соединительных шипов; 12—15 — загиб створки, соединительные шипы; 13, 14 — лицевая часть створки, основания соединительных шипов; 15 — кольцевидная диафрагма.

Масштабная линейка: 1—7, 9—14 — 10 мкм; 8, 15 — 1 мкм.

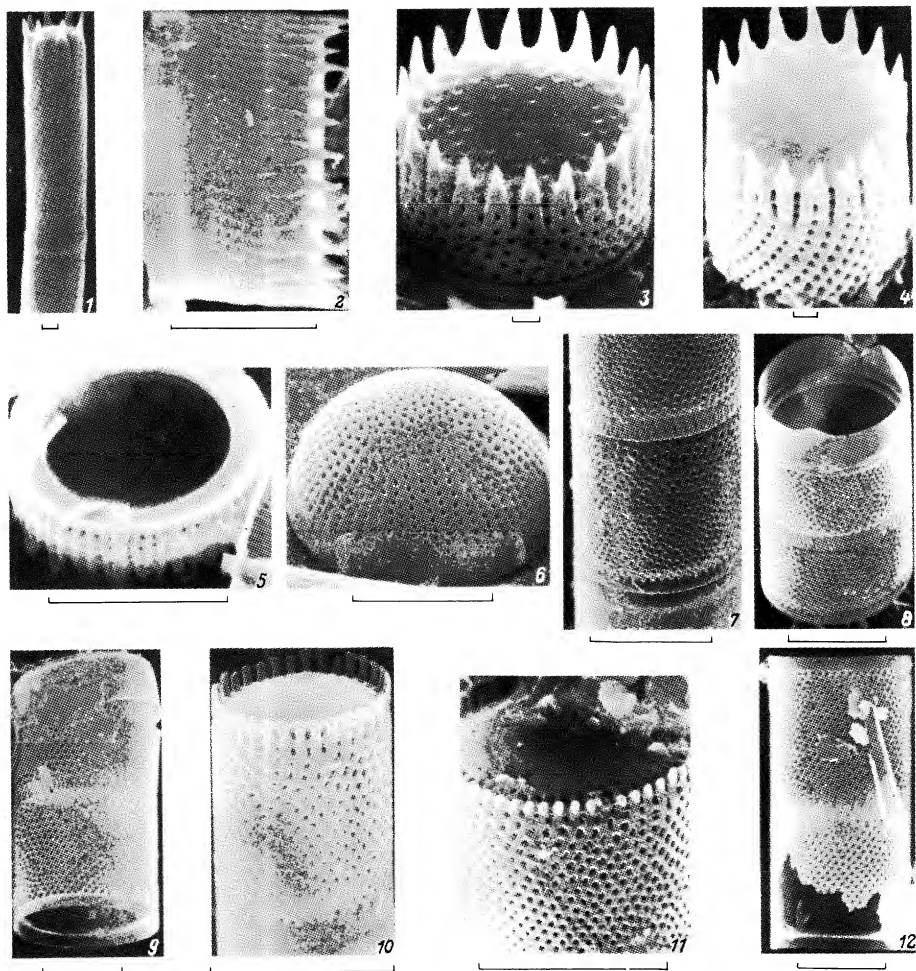


Таблица II. Электронные микрофотографии створок *Aulacosira subarctica* (1—6) и *A. volgensis* (7—12) (СЭМ).

1—5 — загиб створки, соединительные шипы; 3, 4 — лицевая часть створки; 5 — кольцевидная диафрагма; 6 — начальная створка; 7—12 — загиб створки, соединительные шипы; 8, 9 — вставочные ободки; 10, 11 — лицевая часть створки; 8, 9, 12 — кольцевидная диафрагма. Масштабная линейка: 1, 3, 4 — 1 мкм; 2, 5—12 — 10 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 5)

Стр.

Пиневи́ч А. В. Проблемы классификации цианей и других прокариотных оксифотобактерио́нтов	1
Нови́цкая Л. Л., Жи́ткова Е. А., Бума́гина З. Д. Ультраструктура оболочек ситовидных элементов сосны, ели и березы	20
СООБЩЕНИЯ	31
Гого́рев Р. М., Мака́рова И. В. Род <i>Chaetoceros</i> (Bacillariophyta) в Белом море	31
Генка́л С. И. <i>Aulacosira italica</i> , <i>A. valida</i> , <i>A. subarctica</i> и <i>A. volgensis</i> sp. nov. (Bacillariophyta) в водоемах России	40
Като́мина А. П. Дифференциация тканей в оси почки у растений семейства <i>Pyrolaceae</i> (к вопросу о переходных жизненных формах)	46
Ивши́н Н. В. Изменчивость двух подвидов <i>Plantago major</i> (Plantaginaceae)	59
Кули́ков П. В. О распространении <i>Gagea fragifera</i> s. l. (Liliaceae) на Урале	67
Лари́на Т. Г., Ники́форов А. Р., Фу́рса Д. И. Массовое вторичное цветение растений Горного Крыма в 1996 году	70
Афо́нина О. М., Куче́ров И. Б. Флора листостебельных мхов внутренней части перешейки Чукотского полуострова (район Амгуэмского моста)	77
Степа́нов Н. В. Особенности флоры сосудистых растений северо-востока Западного Саяна	95
Луки́на Г. А., Папче́нков В. Г. Цветение <i>Butomus umbellatus</i> (Butomaceae) и его зависимость от условий произрастания	101
Загиду́ллина А. Т. Ценотическая напряженность и ее оценка в растительных сообществах (на примере древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии)	106
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	119
Мени́цкий Ю. Л. Конспект видов семейства <i>Cistaceae</i> Кавказа	119
Лазы́ков Г. А. Новый вид и флористические находки в семействе <i>Asteraceae</i> из Киргизии	125
Новосо́лова М. С. Семейство <i>Geraniaceae</i> во флоре российского Дальнего Востока	127
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	136
Пауко́в А. Г. Находки <i>Caloplaca grimmiae</i> (Lichenes) на Среднем Урале	136
Аверья́нов Л. В. <i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> — новый адвентивный вид и род семейства <i>Fabaceae</i> во флоре Ленинградской области	138
Бя́лт В. В. Редкие и новые заносные растения для Мурманской области	140
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	143
Цвелев Н. Н. (рецензия). Полевая флора Финляндии. 4-е изд. 1998	143
Миркин Б. М., Нау́мова Л. Г. (рецензия). Ключевые вопросы динамики нарушений бореальных лесов. JVS. (Специальный отдел). 1998	146
ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ	149
Турла́нд Н., Дэвидс Г. Регистрация названий растений — нежелательная, излишняя и неработоспособная система	149
Егоро́ва Т. В., Гельтма́н Д. В., Губа́нов И. А., Нови́ков В. С., Пименов М. Г., Соколо́ва И. В. По поводу письма Н. Турланда и Г. Дэвидса о регистрации названий растений	154
Роско́в Ю. Р. Отклик на письмо группы сотрудников Миссурийского ботанического сада «Регистрация названий растений — нежелательная, излишняя и неработоспособная система»	157
Указатель новых названий растений	159

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

В 32-м томе ежегодника «Новости систематики высших растений» будут помещены библиографический указатель авторов и их работ, опубликованных в томах 1—30 этого издания, а также указатель названий таксонов, обнародованных в этих же томах.